N° Numéro d'ordre : 9

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Adrien TISON

Préparateur de Botanique à la Faculté des Sciences de l'Université de Caen

1re THÈSE. — Recherches sur la chute des Feuilles chez les Dicotylédones.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le Juillet 1900

COMMISSION D'EXAMEN

MM. JOYEUX-LAFFUIE, *Président.*
LIGNIER,
BIGOT, } *Examinateurs.*

CAEN
IMPRIMERIE E. LANIER, 1 & 3, RUE GUILLAUME

1900

Numéro d'ordre : 9

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Adrien TISON

Préparateur de Botanique à la Faculté des Sciences de l'Université de Caen

1re THÈSE. — RECHERCHES SUR LA CHUTE DES FEUILLES CHEZ LES DICOTYLÉDONES.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Juillet 1900

COMMISSION D'EXAMEN

MM. JOYEUX-LAFFUIE, *Président.*
LIGNIER,
BIGOT, } *Examinateurs.*

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

CAEN
IMPRIMERIE E. LANIER, 1 & 3, RUE GUILLAUME

1900

UNIVERSITÉ DE CAEN

FACULTÉ DES SCIENCES

MM.	
DE SAINT GERMAIN,	Doyen, professeur de Mécanique.
DITTE,	Membre de l'Institut, Doyen honoraire.
JOYEUX-LAFFUIE,	Professeur d'Anatomie et Physiologie animale.
RIQUIER,	— de Calcul différentiel et intégral.
LOUÏSE,	— de Chimie.
LIGNIER,	— de Botanique.
BIGOT,	— de Géologie et Paléontologie.
HOULLEVIGUE,	— de Physique.
HUET,	Professeur adjoint, maître de conférences de Zoologie.
BESSON,	Professeur adjoint, maître de conférences de Chimie.
GUINCHANT,	Maître de conférences de Physique.
LÉGER,	— de Botanique.
LELIEUVRE,	Chargé de conférences de Mathématiques.
GALLOU,	Secrétaire.

A MONSIEUR O. LIGNIER

PROFESSEUR DE BOTANIQUE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CAEN

Hommage sincère et profonde reconnaissance.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547014_0027

INTRODUCTION

La chute des feuilles qui, chez la plupart des arbres de nos pays, se produit périodiquement tous les automnes, est un phénomène si frappant, qu'il n'a pas manqué d'attirer de bonne heure l'attention des botanistes. Cependant, comme on le verra dans l'historique que nous donnerons de la question, il n'existe qu'un très petit nombre d'auteurs ayant traité spécialement et scientifiquement ce sujet ; encore ne l'ont-ils fait que d'une façon bien incomplète et leurs conclusions sont-elles loin d'être concordantes. La plupart d'entre eux se sont bornés à étudier, plus ou moins en détail, un cas déterminé et à résumer l'ensemble des observations faites sur d'autres individus.

Des divergences d'opinion émises par ces auteurs, nous avons conclu que cette question était peu ou mal connue et qu'une étude détaillée de nombreux individus, faite au point de vue anatomique surtout, et contrôlée pendant plusieurs années successives, était nécessaire pour arriver à la compréhension de ce phénomène. C'est dans ce but que nous avons entrepris les recherches consignées dans le présent mémoire.

L'étude que nous présentons aujourd'hui est donc surtout une étude anatomique des modifications qui s'accomplissent dans les coussinets foliaires avant et après la chute des feuilles, et, comme son titre l'indique, elle concerne seulement les dicotylédones à feuilles caduques. Nous nous sommes ainsi limité à l'étude du phénomène chez les espèces où il se produit périodiquement et régulièrement. Une étude semblable, faite chez les espèces à feuilles persistantes, serait, sans aucun doute, très intéressante au moins pour la comparaison ; nous comptons l'entreprendre ultérieurement.

Pour arriver à connaître le mécanisme de la chute des feuilles, nous avons pensé qu'il ne suffisait pas d'examiner isolément la région de séparation avant la chute et chacune des deux surfaces de déhiscence après elle, mais qu'il était nécessaire de saisir sur le vif le fonctionnement de la séparation, c'est-à-dire de l'observer au moment même où cette dernière s'effectue. Mais l'extrême facilité avec laquelle le pétiole se détache de la tige dans ces conditions, est un obstacle sérieux à la réussite des coupes longitudinales que nécessitent de semblables observations ; aussi, pour chacun des cas étudiés, avons-nous recherché par tâtonnement, et en multipliant les essais, des échantillons dans lesquels le détachement de la feuille fût déjà partiellement commencé, mais où, cependant, le pétiole fût encore suffisamment adhérent pour permettre de faire des coupes longitudinales sans l'isoler du coussinet.

D'autre part, estimant qu'il fallait nous maintenir dans les conditions naturelles de la défoliation, nous avons toujours pris nos échantillons sur l'arbre, sans hâter artificiellement la chute de la feuille par la mise en boîte de rameaux détachés, comme l'ont fait certains de nos prédécesseurs.

Nous ne nous sommes pas adressé à des espèces de serres, mais à des individus croissant librement dans le Jardin des Plantes de la ville de Caen, autour du Laboratoire de Botanique. Nous avons, de plus, choisi nos espèces dans le plus grand nombre possible de genres et de familles.

D'autre part, ayant constaté que la chute et la cicatrisation des folioles sur les feuilles composées présentaient, quoique en petit et avec une moins grande constance, les caractères de celles des feuilles, nous avons cru devoir exposer notre étude de ces folioles après celle des feuilles ; elle fera donc l'objet de la deuxième partie de ce mémoire.

Les recherches consignées dans le présent mémoire ont été faites au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Caen, sous la haute et bienveillante direction de M. le professeur O. Lignier.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Bertrand (Eug.). Loi des surfaces libres (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. XXXI, 1884, p. 2).

Brettfeld. Ueber Vernarbung und Blattfall (*Pringsheim's Jahrbücher*, Bd. XII, p. 123).

De Candolle (Aug. Pyr.). Organographie végétale, Paris, 1827, t. I, p. 133.

Douliot (H.). Recherches sur le périderme (*Annales des Sc. nat. Bot.*, 7e série, t. X, p. 332).

Du Hamel du Monceau (Henri-Louis). Physique des arbres, Paris, Guérin et Delatour, 1758, t. I, p. 129.

Du Petit-Thouars. Histoire d'un morceau de bois, Paris, 1815, p. 136.

Fouilloy (Edm.). Sur la chute des feuilles de certaines monocotylédones (*Revue générale de Botanique*, t. XI, 1899, p. 306).

Frank (B.). Ueber die Gummibildung im Holz und deren physiologische Bedeutung (*Ber. d. deuts. bot. Gesellsch.*, II, p. 321).

Ledeganck (K.). Recherches histochimiques sur la chute automnale des feuilles (*Bull. de la Soc. roy. de Bot. de Belgique*, t. X, 1872, p. 133 et 167).

Lignier (O.). Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées (*Arch. bot. du nord de la France*, t. III, 1886-87).

Id. . Contribution à la nomenclature des tissus secondaires (*Bull. de la Soc. Linn. de Normandie*, 4e série, 9e vol., 1895, p. 40).

Link (Heinrich). Kritische Bemerkungen und Zusätze zu Karl Sprengel's Work : über den Bau und die Natur der Gewächse, Halle, Kümmel, 1812, p. 51.

Mangin (L.). Sur les réactifs iodés de la cellulose (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. XXXV, 1888, p. 421).

MANGIN (L.). Sur un essai de classification des mucilages (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. XLI, p. XL).

MER (M.-E.). Des phénomènes végétatifs qui précèdent ou accompagnent le dépérissement et la chute des feuilles (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. XXIII, 1876, p. 176).

MIKOSCH (K.). Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse (*Sitz. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wienn*, Bd. LXXIV, 1876, p. 723).

MOHL (Hugo von). Ueber die anatomischen Veranderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen (*Bot. Zeit.*, 1860, p. 1 et 9).

ID. Ueber den Vernarbungsprocess bei der Pflanze (*Bot. Zeit.*, 1849, Heft. 36).

ID. Ueber den Abloesungsprocess saftiger Pflanzenorgane (*Bot. Zeit.*, 1860, p. 273).

MÖLISCH (Dr Hans). Untersuchungen über Laubfall (*Sitz. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wienn*, Bd. 93, 1886, p. 148).

ID. Zur Kenntniss der Thyllen, nebst Beobactung über Vundheilung in der Pflanze (*Sitz. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wienn*, Bd. 97, 1889, p. 264).

MURRAY (Johann). Opuscula I, Gœttingue, Dieterich, 1785, p. 138.

MUSTEL. Traité théorique et pratique de la végétation, Paris, Leboucher, 1781, t. I, p. 109.

NIGGL. Das Indol, ein Reagenz auf verholzte Membranen, *Flora*, 1881, p. 545.

PRAËL (E.). Vergl. Untersuchungen über Schulz- und Kernholz-bildungen (*Pringsheim's Jahrbücher*, Bd. 19, p. 1).

SCHACHT (Hermann). Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse, Berlin, Müller, 1859, t. II, p. 136.

SCHULTZ (Karl). Die Natur der lebendigen Pflanze, Berlin, Reimer, 1823, t. I, p. 128.

STABY (Ludwig). Ueber den Verschluss der Blattnarben nach Abfallen der Blätter, Inaug. Dissert., Berlin, 29 juillet 1885.

STRASBURGER (E.). Manuel technique d'anatomie végétale (Traduction française de J. GODFRIN), Paris, Savy, 1886, p. 168.

TEMME (F.). Ueber Schulz- und Kernholz, seine Bildung und seine physiologische Bedeutung (*Theil's Landw. Jahrb.*, 1885, p. 465).

Tison (A.) Sur la chute des feuilles et la cicatrisation de la plaie (*C. R. Acad. d. Sc.*, 19 juin 1899.

Id. Sur la cicatrisation du système fasciculaire et celle de l'appareil sécréteur lors de la chute des feuilles (*C. R. Acad. d. Sc.*, 10 juillet 1899).

Id. Méthode nouvelle de coloration des tissus subéreux (*Ass. franç. p. l'avanc. des Sc.*, Congrès de Boulogne 1899).

Treviranus (Christian). Physiologie der Gewächse (Bonn, Mercus, 1835-1838, t. I, p. 435, t. II, p. 216).

Van Tieghem (Ph.) et Guignard (L.). Observations sur le mécanisme de la chute des feuilles (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. XXIX, 1882, p. 312).

Vaucher. (*Mémoires de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève*, t. I, 1821, p. 120).

Vrolik (G.). Dissert. de defoliatione vegetabilium..., Lugduni Batavorum, Hong-Koop, 1796, 6 p.

Wiesner (G.). Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewaechse (*Sitz. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wienn*, p. 465 et 509).

Id. Ueber das Gummiferment (*Sitz. d. K. Akad. d. Wissench. zu Wienn*, 1885, p. 41).

Id. Note über das Verhalten des Phloroglucins und einiger verwandter Körper zur verholzten Zellmembranen (*Sitz. d. K. Akad. d. Wissench. zu Wienn*, Bd. 77, p. 60).

Witlin (G.). Ueber die Bildung der Kalkoxalate-Taschen (*Bot. Cent.*, Bd. 67, 1896, p. 97).

HISTORIQUE

Les hypothèses émises par les premiers auteurs qui ont parlé de la chute des feuilles furent plus ou moins malheureuses. Beaucoup d'entre elles étaient basées sur de simples apparences ou sur des observations trop superficielles. Ce n'est guère que vers la moitié de notre siècle que les botanistes se sont attachés à chercher l'explication du phénomène dans l'observation anatomique des faits.

En 1758, DU HAMEL (1) trouvait deux causes à la chute des feuilles. Il croyait qu'il existe, à la base des pétioles, une couche qui reste toujours herbacée et est incapable de supporter les froids de l'hiver. Il pensait de plus que, la feuille cessant de croître par suite de sa grande transpiration tandis que la tige continue de le faire, il en résulte une traction qui brise les fibres unissant la feuille à la tige.

Plus tard MUSTEL (2) émet l'étonnante théorie suivante. Les feuilles, à l'automne, par suite du manque de transpiration, sont bondées de sève, de sorte que celle qui monte de la tige, ne pouvant plus trouver de place dans la feuille, presse si fort contre la base de cette dernière qu'elle la fait tomber.

D'après MURRAY (3), c'est au contraire le manque de sève qui cause la mort des feuilles et en provoque la chute et c'est la pression exercée par le bourgeon à l'aisselle de la feuille qui empêche l'arrivée de cette sève.

Pour VROLICK (4) les feuilles accomplissent leur cycle vital dans un temps donné. Leur chute est une conséquence de leur mort normale ou d'une mort prématurée causée par la chaleur, le froid ou les maladies.

D'après cet auteur la chute de la feuille est provoquée par la résorption d'une portion comprise entre la feuille morte et le tissu vivant du coussinet, la portion résorbée appartenant à ce dernier.

(1) DU HAMEL DU MONCEAU (Henri-Louis), *Physique des arbres*, Paris, Guérin et Delatour, 1758, T. I, p. 129.

(2) MUSTEL, *Traité théorique et pratique de la végétation*, Paris, Leboucher, 1781, T. I, p. 109.

(3) MURRAY (Johann), *Opuscule I*, Gœttingue, Dieterich, 1785, p. 138.

(4) VROLICK (Gérard), *Dissert. de defoliatione vegetabilium...*, Lugduni Batavorum, Hong-Koop, 1796, 6 p..

Au commencement de ce siècle, Link (1) pensa trouver l'explication de la chute des feuilles dans la constitution anatomique de la base du pétiole. Pour lui, le tissu de ce dernier et celui de la tige sont interrompus par une région où les cellules ont une direction différente de celle de ces deux organes ; il ajoute que c'est dans cette région que la feuille se sépare, sans indiquer toutefois comment se fait cette séparation.

Quelques années après, du Petit-Thouars (2) reprend la théorie de du Hamel qui admettait, nous l'avons vu plus haut, le déchirement des tissus unissant la feuille à la tige, sous l'action de l'accroissement diamétral de cette dernière.

En 1821, Vaucher (3) croit trouver, comme Link, la cause de la chute de la feuille dans une disposition spéciale des tissus de la base du pétiole. D'après lui, ce dernier est séparé de la tige par un parenchyme qui maintient leur continuité tant qu'il est rempli de sève, mais qui la fait disparaître en se desséchant et s'altérant. De plus, il pensait que les systèmes fibro-vasculaires des deux organes n'étaient pas en parfaite continuité, mais séparés l'un de l'autre par une suture parenchymateuse.

Deux ans plus tard, Schultz (4), dans le même ordre d'idées, pense qu'au niveau de l'articulation du pétiole, les éléments superposés du bois et du liber se raccordent tous sur un même plan, au niveau duquel ils se séparent ensuite graduellement les uns des autres, ne permettant plus la circulation des liquides.

de Candolle (5) explique la chute de la feuille par la présence, à la base du pétiole, d'un plan de cellules se desséchant et se séparant de l'assise voisine, le déchirement du système libéro-ligneux suivant cette séparation.

Tréviranus (6) croit trouver, comme quelques uns de ses prédécesseurs, une particularité de structure à la base du pétiole. Pour lui, le tissu cellulaire y est toujours un peu hétérogène, et cette disposition met obstacle à la circulation de la sève quand l'activité vitale de la feuille baisse. Les différentes masses cellulaires, n'étant plus alors maintenues ensemble par l'unité de leur tendance vitale, se séparent les unes des autres.

En 1859, Schacht, (7) guidé par des connaissances anatomiques plus complètes,

(1) Link (Heinrich), *Kritische Bemerkungen und Zusaetze zu Karl Sprengels'Work : über den Bau und die Natur der Gewaechse*, Halle, Kümmel, 1812, p. 51.

(2) du Petit-Thouars, *Histoire d'un morceau de bois*, Paris, 1815, p. 136.

(3) Vaucher, Mémoires de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, T. I, 1821, p. 120.

(4) Schultz (Karl), *Die Natur der lebendigen Pflanze*, Berlin, Reimer, 1823, T. I, p. 128.

(5) de Candolle (Aug. Pyr.), *Organographie végétale*, Paris, 1827, T. I, p. 133.

(6) Tréviranus (Christian), *Physiologie der Gewaechse*, Bonn, Mercus, 1835-1838. T. I, p. 435, T. II, p. 216.

(7) Schacht (Hermann), *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewaechse*, Berlin, Müller, 1859, T. II, p. 136.

voit la cause de la chute des feuilles dans des modifications tardives se produisant à leur base. D'après cet auteur, la mort et, par suite, la chute de la feuille sont provoquées par l'établissement tardif d'un liège à travers la base du pétiole, liège qui arrête la circulation de la sève entre la tige et la feuille.

En 1860, Mohl (1) publia, sur la chute des feuilles, le travail considéré comme classique sur le sujet. Il fait précéder son mémoire d'un historique très documenté de la question jusqu'en 1860 (2).

Mohl a étudié plus spécialement le cas du *Gymnocladus canadensis*. Il constate qu'au 4 octobre, il existe un liège épais traversant l'articulation du pétiole et établissant une séparation nette entre ce dernier et la tige. L'auteur a remarqué que les cellules du coussinet, au-dessus de ce liège, se distinguent nettement de celles du pétiole par leur taille réduite, et qu'une partie de ce tissu à cellules petites, voisine du liège, possède une couleur brune indiquant un commencement de mort ; il donne à cette partie le nom de *couche à cellules rondes* « rund-zellige Schichte ».

D'après Mohl, c'est au-dessus de cette région que la séparation de la feuille se produit, à l'intérieur d'une couche de deux assises de cellules recloisonnées transversalement et qu'il appelle *couche séparatrice* « Trennungsschichte ». Cette couche se distingue nettement du reste du coussinet par tous les caractères d'un tissu fortement végétatif. L'auteur dit que le détachement de l'organe se fait, sans résorption de tissus, par décollement des cellules de cette couche, mais il ne donne aucune indication sur la façon dont s'opère ce décollement.

Pour Mohl, les faisceaux foliaires traversent le liège et la couche à cellules rondes sans subir de modification.

Après l'étude du *Gymnocladus canadensis*, l'auteur passe rapidement en revue les autres espèces qu'il a étudiées. Il signale, dans tous les cas, la présence de la couche séparatrice, recloisonnée comme un liège, mais n'ayant d'autre but que le détachement de la feuille et ne servant pas à la protection. Il constate, en outre, que le liège transversal de la base du pétiole n'existe pas dans tous les cas et il indique les espèces où il l'a trouvé ainsi que celles où il ne l'a pas rencontré.

Dans ce travail de Mohl, il n'est fourni aucune indication sur ce qu'il advient de la cicatrice et des coussinets foliaires après la chute. Ces indications, l'auteur les avait, en effet, données dans un travail antérieur (3). Il y faisait remarquer que pendant les premières années qui suivent la chute de la feuille, le liège de cicatrisation existe dans tous les coussinets et qu'il y traverse même les faisceaux

(1) Mohl (Hugo von), *Ueber die anatomischen Veranderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blaetter herbeiführen*, Bot. Zeit. 1860, p. 1 et 9.

(2) C'est seulement par cet historique de Mohl que nous avons pu avoir connaissance des opinions émises par Mustel, Murray, Vrolick, Link, Schultz et Treviranus.

(3) Mohl (Hugo von), *Ueber den Vernarbungsprocess bei der Pflanze*, Bot. Zeit., 1849, Heft 36.

libéro-ligneux. D'après lui, les thylles des vaisseaux se transforment en liège après dissolution des parois vasculaires.

Nous signalerons encore un autre mémoire de Mohl (1) faisant, pour ainsi dire, suite au précédent.

L'auteur y a étudié, entre autre, la désarticulation artificielle des feuilles et des folioles sur des rameaux détachés maintenus dans des conditions où leur dessiccation se faisait lentement, désirant voir s'il existe quelque rapport entre cette désarticulation et celle des feuilles à l'automne.

A cet effet, Mohl a enfermé dans une boîte en fer blanc, dont l'air était maintenu humide, des rameaux de plantes diverses. Il a observé que, plus ou moins tardivement, il se formait alors à la base des feuilles et des folioles, une couche séparatrice semblable aux couches séparatrices automnales et agissant de même, mais s'en distinguant surtout par l'absence complète ou le peu d'abondance de l'amidon dans ses cellules. L'auteur a de plus remarqué que, dans des désarticulations de ce genre, il ne se produisait jamais, à la base de l'organe, de périderme analogue à celui qu'il avait signalé pour la chute automnale de beaucoup de feuilles.

En 1871, M. Wiesner (2) reprend l'étude de la chute des feuilles surtout au point de vue physiologique et consacre la presque totalité de son travail à l'étude de l'action de la transpiration sur la chute des feuilles. Ayant personnellement étudié la question surtout et presqu'exclusivement au point de vue anatomique, nous ne retiendrons des résultats présentés par cet auteur que la partie anatomique.

M. Wiesner confirme, comme Mohl, l'existence d'une couche séparatrice dans tous les cas ; il ne donne, toutefois, aucune indication sur sa constitution. Pour lui aussi, la rupture de la feuille se fait par décollement des cellules de la couche séparatrice, sans altération de leurs parois. Il explique ce décollement par la dissolution de la substance intercellulaire sous l'action d'acides organiques, et il se base, pour faire cette affirmation, sur le fait observé par lui, que les feuilles jaunies ont une réaction plus acide que les feuilles vertes.

M. Wiesner n'est pas d'accord avec Mohl quand ce dernier dit que les faisceaux foliaires ne sont pas modifiés au niveau de l'articulation du pétiole. Pour lui, ces faisceaux subissent, à l'automne, une réduction de volume, juste au niveau où se formera la couche séparatrice, et cela aide à la chute de la feuille en diminuant sa force aspiratrice.

(1) Mohl (Hugo von), *Ueber den Abloesungsprocess saftiger Pflanzenorgane*, Bot. Zeit., T. XVIII, 1860, p. 273.

(2) Wiesner (J.), *Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewaechse*, Sitz. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wienn, 1871, p. 465 et 509.

L'année suivante, Ledeganck (1), bien que Mohl ait détruit la théorie de Schacht en annonçant que le liège pouvait manquer avant la chute de la feuille à la base des pétioles, reprend cette théorie et la développe. Il voit la cause prédisposante de la chute des feuilles dans le développement d'une couche péridermique à travers la base de la feuille, et sa cause efficiente dans l'action du froid qui, resserrant inégalement le tissu vide et spongieux de la base du pétiole et la couche péridermique, amène des déchirements entre les deux ; le vent, ou toute autre cause mécanique, achève ensuite la séparation.

L'auteur dit avoir observé environ cent espèces, mais il se borne à relater seulement les observations faites sur une dizaine d'entre elles.

Ledeganck distingue deux sortes de subérification à la base des pétioles : la subérification par couches, quand le périderme forme une couche interrompue seulement au passage des faisceaux ; la subérification diffuse quand la transformation se fait lentement par dépôt de la matière subéreuse dans la cavité de quelques cellules. L'auteur donne comme exemple de ce dernier mode de subérification, le cas du *Quercus robur* ; or nous pouvons dire, dès à présent, que les cellules qu'il décrit comme possédant un dépôt de matière subéreuse à leur intérieur, sont des sclérites. Nous aurons d'ailleurs l'occasion d'y revenir.

M. Mer (2) n'examine le phénomène de la chute des feuilles qu'au point de vue physiologique. Cet auteur traite surtout de la disparition de l'amidon des feuilles avant leur chute et de leur changement de coloration.

Brettfeld (3) a étudié la chute des feuilles chez les monocotylédones seulement, mais, bien que nos recherches ne portent pas sur cet embranchement, nous donnerons cependant les résultats de son travail en raison de leur importance. D'après l'auteur, chez les monocotylédones, la couche séparatrice, contrairement à ce qui existe chez les dicotylédones, se forme à une époque où les tissus ne sont encore que peu différenciés, et où la croissance basilaire de la feuille est en pleine activité. Pendant ce temps, les tissus du coussinet, situés au-dessous d'elle, se sclérifient et s'épaississent souvent du triple. L'auteur n'indique pas le mécanisme de la couche séparatrice.

La couche sclérifiée du coussinet peut se doubler, plus tard, d'un périderme (monocotylédones arborescentes, Aroïdées) ou d'une couche de cellules fibreuses réticulées (Orchidées).

(1) Ledeganck (K.), *Recherches histochimiques sur la chute automnale des feuilles*, Bull. de la Soc. roy. de Bot. de Belgique, T. X, 1872, p. 133 et 167.

(2) Mer (M. E.), *Des phénomènes végétatifs qui précèdent ou accompagnent le dépérissement et la chute des feuilles*, Soc. Bot. de France, T. XXIII, 1876, p. 176.

(3) Brettfeld, *Ueber Vernarbung und Blattfall*, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XII, p. 133.

D'après Brettfeld, les cordons fibro-vasculaires ne prennent aucune part à la cicatrisation de la plaie et ils sont écrasés par le périderme.

Deux ans après, MM. Van Tieghem et Guignard (1), dans une courte note, donnent de nouveaux renseignements sur le mécanisme de la chute des feuilles. Ces auteurs n'ont pas étudié ce phénomène à l'époque de la défoliation automnale, mais pendant l'été, au mois de juillet, en provoquant la chute sur des rameaux feuillés détachés et maintenus dans un espace clos saturé d'humidité.

MM. Van Tieghem et Guignard ont étudié, comme Möhl, le cas du *Gymnocladus canadensis*, non seulement au point de vue de la chute de la feuille, mais aussi de celle des folioles.

En ce qui concerne ces dernières, ils ont constaté qu'il ne se forme, à leur base, qu'une couche séparatrice et qu'elle s'établit par recloisonnement répété deux ou trois fois d'une assise cellulaire. D'après eux, il ne se produit jamais de cicatrisation au-dessous de la blessure, ni avant, ni après la chute de la foliole.

A la base des feuilles de la même espèce, ils ont constaté qu'en outre de la couche séparatrice, il se développe de très bonne heure, vers le milieu de juin, une couche subéreuse (2) qui se double intérieurement d'un périderme, cette double cuirasse respectant les faisceaux.

Ces deux auteurs émettent, sur le fonctionnement de la couche séparatrice, une opinion différente de celle des botanistes précédemment cités. D'après eux, il se produit une résorption de l'assise médiane de cette couche, la partageant en deux feuillets dont les cellules s'arrondissent, s'accroissent les unes vers les autres, se rencontrent, se pressent et chassent mécaniquement la feuille après avoir rompu les vaisseaux, les tubes criblés et les fibres.

Après cette étude du *Gymnocladus canadensis*, les auteurs donnent un résumé de quelques lignes sur d'autres cas. Il peut ne se former, disent-ils, avant la chute de la feuille, qu'une seule portion de la double cuirasse existant chez le *Gymnocladus* ; soit les couches subéreuses, soit le périderme. Il peut aussi ne se produire aucune cicatrisation.

M. Staby (3) a étudié seulement la cicatrisation de la blessure faite par la chute des feuilles. Il signale la cicatrisation des vaisseaux par de la gomme de blessure et, dans certains cas, par des thylles. Il ne reconnaît, comme tissu de cicatrisation,

(1) Van Tieghem (Ph.) et Guignard (L.), *Observations sur le mécanisme de la chute des feuilles*, Bull. de la Soc. Bot. de France, T. XXIX, 1882, p. 312.

(2) Cette couche subéreuse est la couche à cellules rondes (rund-zellige Schichte) de Mohl, couche dont ce dernier n'a pas reconnu la valeur cicatricielle.

(3) Staby (Ludwig), *Ueber den Verschluss der Blattnarben nach Abfallen der Blaetter.*, Inaug. —Dissert., Berlin, 29 juillet 1885.

que le périderme et ne parle pas des autres couches cicatricielles signalées par MM. Van Tieghem et Guignard.

M. Staby donne des indications sur le foyer d'apparition du périderme dans les coussinets foliaires ; il cite ensuite des exemples où ce périderme se forme avant et d'autres où il se forme après la chute de la feuille.

L'auteur a trouvé que, dans tous les cas, le périderme traverse le coussinet tout entier à la fin de la seconde année, sauf chez le genre *Quercus* où il apparaît seulement pendant la troisième année.

Pour M. Staby, les cordons libériens ne sont pas traversés par le périderme. En outre l'auteur, contrairement à l'opinion de Mohl, n'admet pas que les thylles se transforment en liège après dissolution des parois vasculaires. Il n'admet pas davantage l'étranglement de ces faisceaux comme l'indique Brettfeld. Pour lui les vaisseaux se brisent et le périderme les traverse par prolifération des cellules voisines entre leurs extrémités écartées.

Les dernières recherches générales qui, à notre connaissance, ont été publiées sur la chute des feuilles sont celles de M. Mölisch (1).

Cet auteur consacre la plus grande partie de son travail à la physiologie : action de la transpiration, de la température, de l'humidité et de la lumière dans le phénomène de la chute des feuilles. La partie anatomique est très courte, mais elle renferme cependant d'intéressants résultats.

Comme M. Wiesner, M. Mölisch a observé, dans certaines feuilles, une contraction des faisceaux foliaires au niveau de la surface de détachement, mais il fait remarquer qu'elle existe de tous temps.

Il constate qu'au moment de la chute de la feuille, il peut s'être produit un périderme ou des couches lignifiées. Celles-ci, suivant les cas, sont, ou bien seulement la couche à cellules rondes, ou bien seulement une zone de cellules situées au-dessus de la couche séparatrice, ou bien les deux à la fois. L'auteur traite surtout en détail les Conifères que nous avons laissées de côté.

Relativement au fonctionnement de la couche séparatrice, M. Mölisch rappelle l'opinion émise par MM. Van Tieghem et Guignard, sur la résorption d'une assise cellulaire et ajoute, qu'ayant voulu observer ce phénomène chez différentes espèces de dicotylédones, il est toujours arrivé à un résultat négatif. Toujours l'auteur a trouvé les cellules de la couche séparatrice parfaitement intactes.

M. Mölisch n'a pas observé sur le fait le mécanisme du décollement, c'est par comparaison avec le mécanisme ordinaire de la séparation des cellules dans les végétaux, qu'il admet que la lamelle moyenne des cellules de la couche séparatrice est dissoute, cette dissolution s'opérant par l'action du ferment gommique décou-

(1) Mölisch (Dr Hans), *Untersuchungen über Laubfall*, Sitz. d. K. Akad. d. Wissench. zu Wienn, Bd. xciii, 1886, p. 148.

vert par M. Wiesner (1) peu de temps avant ses recherches. L'auteur dit en effet avoir constaté la présence de ce ferment en plus grande quantité dans les cellules de la couche séparatrice que dans le reste du coussinet.

En dehors de ces travaux généraux sur la question qui nous occupe, nous citerons encore le nom de quelques auteurs qui ont touché incidemment l'une ou l'autre partie de notre sujet.

M. Strasburger (2) traite de la chute des feuilles chez l'*Æsculus Hippocastanum* et constate que dans ce cas il existe, avant la chute de la feuille, un périderme traversant la base du pétiole à l'exclusion des faisceaux. L'auteur ajoute que le décollement de la feuille se produit à l'intérieur d'une couche séparatrice située au-dessus de ce périderme. D'après lui, les vaisseaux des traces foliaires sont comprimés par les cellules du périderme qui ferme plus tard complètement la blessure.

M. Lignier (3) consacre quelques lignes à l'étude de la chute de la feuille chez le *Calycanthus occidentalis*. L'auteur constate qu'il se produit à la base du pétiole, avant la défoliation, une lame subéreuse pourvue de nombreux recloisonnements, ces derniers se produisant dans le parenchyme cortical et dans tous les éléments des faisceaux. L'auteur précise la position de la couche séparatrice, mais n'indique pas son mode de fonctionnement.

Nous avons nous même, dernièrement, dans deux notes à l'Académie des Sciences (4), résumé les principaux résultats des recherches consignées dans le présent travail.

Plus récemment encore, M. Fouilloy (5) a étudié la chute des feuilles chez quelques genres de monocotylédones à feuilles épaisses et caduques. De même que Brettfeld, précédemment cité, cet auteur dit que la couche séparatrice se distingue nettement par la petitesse de ses cellules des tissus avoisinants et qu'elle se différencie de très bonne heure, longtemps avant la chute de la feuille. La plaie est protégée par des assises lignifiées au-dessous de la zone de décollement.

(1) Wiesner (J.), *Ueber das Gummiferment,* Sitz. d. K. Akad. d. Wissench. zu Wienn, Bd. 92, 1885, p. 41.

(2) Strasburger (E.), *Manuel technique d'anatomie végétale* (Traduction française de J. Godfrin), Paris, Savy, 1886, p. 168.

(3) Lignier (O.), *Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées*, Arch. bot. du Nord de la France, T. III, 1886-87, p. 128.

(4) Tison (A.), *Sur la chute des feuilles et la cicatrisation de la plaie*, Comptes-rendus de l'Acad. des Sc., 19 juin 1899.

(Id), *Sur la cicatrisation du système fasciculaire et celle de l'appareil sécréteur lors de la chute des feuilles,* Comptes-rendus de l'Acad. des Sc., 10 juillet 1899.

(5) Fouilloy (Edm.), *Sur la chute des feuilles de certaines monocotylédones*, Revue générale de Botanique, T. XI, 1899, p. 306.

PREMIÈRE PARTIE

DE LA CHUTE DES FEUILLES

ET DE LA

CICATRISATION DE LA PLAIE

Cette première partie de notre travail sera consacrée à l'étude des phénomènes anatomiques, qui précèdent et suivent la chute des feuilles, jusqu'à complet achèvement de la cicatrisation.

A cause de la grande variété de ces phénomènes chez les différentes espèces, nous avons pensé qu'il valait mieux choisir quelques types et les étudier en détail dans un premier chapitre, puis reprendre rapidement tous les autres cas que nous avons examinés, en les groupant dans d'autres chapitres, suivant leur plus ou moins grande ressemblance avec les espèces considérées comme types.

CHAPITRE I

Étude anatomique de la chute des feuilles et de la cicatrisation dans quelques types choisis

---

1er TYPE. — *Aristolochia Sipho* L'Hérit.

Le pétiole de l'*Aristolochia Sipho*, presque cylindrique dans sa partie moyenne, possède un renflement à sa base. C'est au-dessous de ce dernier que se fait son insertion sur la tige, autour d'une plage abondamment couverte de poils et dont la ligne médiane est occupée par les bourgeons au nombre de quatre, de plus en plus développés de l'intérieur vers l'extérieur, c'est-à-dire de bas en haut. Les trois bourgeons les plus externes sont logés dans une cavité conique du renflement pétiolaire et ils sont ainsi cachés, les deux premiers entièrement, le troisième en partie seulement ; ce dernier ferme, du côté de la tige, l'entrée de la cavité du pétiole. Le quatrième bourgeon, ordinairement un peu détaché des trois autres, est à l'air libre.

A la base de la feuille adulte, avant toute modification devant amener sa chute, les cellules du parenchyme cortical sont de même forme et de même différenciation que celles du pétiole et de la tige, mais elles sont de moins grande taille, ayant subi une moindre croissance diamétrale ; en outre, les méats intercellulaires y font défaut ou y sont excessivement réduits. Le passage de cette région au parenchyme cortical de la tige et à celui du pétiole, se fait insensiblement.

Les faisceaux foliaires rentrants sont au nombre de trois. Dans la base du pétiole, ces trois faisceaux sont réduits environ de moitié comme volume (fig. 1) et comme nombre d'éléments.

Il ne se trouve de lignifié à ce niveau que les vaisseaux du bois primaire et secondaire ; ces derniers sont allongés et possèdent une très petite lumière ; le liber est composé seulement de tubes criblés, de cellules compagnes et de parenchyme libérien. Nous avons constaté, dans tous les cas, une absence complète de fibres ligneuses, de fibres libériennes et de parenchyme lignifié. Quant au liber scléreux (*ls*, fig. 1) qui, plus haut et plus bas, est en partie composé de fibres et de cellules allongées, il s'éteint assez brusquement un peu au-dessus de la base du pétiole pour reparaître un peu au-dessous dans le coussinet.

Le pétiole présente donc, dans sa partie inférieure, la plus grande réduction possible du tissu de soutien, offrant ainsi, en ce point, *une région de moindre résistance*. Cette disposition, très favorable aux mouvements de la feuille, se trouve l'être en même temps pour une rupture.

La réduction du système libéro-ligneux foliaire à la base du pétiole, contrairement à ce que croyait M. Wiesner (1), et comme l'affirme M. Mölisch (2), existe pendant toute la période végétative de la feuille ; elle ne s'accomplit donc pas après coup, quelque temps avant sa chute et comme préparation à cette dernière, ainsi que le pensait le premier de ces auteurs. Les faisceaux ont simplement éprouvé, en cette région, du reste comme tous les autres tissus du pétiole, une moindre croissance que partout ailleurs, et une moindre lignification.

C'est tout à fait à la base du pétiole, un peu au-dessus de l'insertion de la feuille que va se produire la séparation. Le premier phénomène précurseur de la défoliation est l'augmentation de densité du protoplasme dans le parenchyme du coussinet. Cette région est, de plus, riche en chlorophylle et elle est indiquée extérieurement par une coloration verte qui tranche de plus en plus avec celle du reste du pétiole, à mesure que ce dernier jaunit ; nous désignerons désormais cette région sous le nom de *région verte*. Les cellules à protoplasme dense qui la composent ne renferment que peu d'amidon ; il en existe au contraire beaucoup dans les tissus de la région inférieure du coussinet.

En même temps que se produit cette activité protoplasmique à la base du pétiole, commence l'obstruction des vaisseaux du système

(1) Wiesner (J.), *loc. cit.*, p. 105.

(2) Mölisch (Dr Hans), *loc. cit.* p. 178

libéro-ligneux foliaire par des thylles. Ces derniers pénètrent en grand nombre dans tous les vaisseaux du bois primaire, très rarement dans ceux du bois secondaire. Ils sont abondants surtout dans la base du pétiole, mais ne se produisent pas seulement à ce niveau ; les vaisseaux se bouchent en effet plus ou moins complètement par ces proliférations cellulaires, jusqu'à une assez grande distance dans le pétiole, et, au-dessous, dans le coussinet, jusqu'à la rentrée des faisceaux dans le système libéro-ligneux caulinaire.

Dans les gros vaisseaux spiralés et ponctués, les thylles pénètrent par beaucoup de points à la fois, s'arrondissent à leur intérieur, s'accroissent rapidement, et, par pression réciproque, s'accolent intimement les uns aux autres. Les parois ainsi accolées deviennent planes et de direction très variable, de telle sorte que l'ensemble des thylles simule un parenchyme à l'intérieur du vaisseau. Dans les vaisseaux de plus petite lumière, les thylles pénètrent en des points plus éloignés, s'avancent à la rencontre les uns des autres et accolent leurs extrémités libres bout à bout ; leurs cloisons de séparation sont, dans ce cas, parfaitement transversales et simulent des recloisonnements du vaisseau. Tous ces thylles appliquent, en outre, très intimement leurs parois à celles des vaisseaux dont ils épousent tous les reliefs ; enfin ils se recloisonnent souvent à leur intérieur.

D'abord minces, les parois des thylles s'épaississent peu à peu, et, finalement, possèdent la même épaisseur que celles des cellules parenchymateuses dont ils dépendent. Ces thylles ne présentent pas de ponctuations, ainsi que cela existe pour la plupart de ceux qui se développent dans les vieux vaisseaux des tiges ; ce sont essentiellement des cellules d'obstruction. La communication, par leur point de pénétration, reste libre entre eux et les cellules qui les ont formés.

Le développement des thylles, ainsi que l'augmentation de densité du protoplasme à la base du pétiole, commence environ trois semaines avant la chute de la feuille. Lorsque les thylles arrivent à remplir complètement les vaisseaux du bois primaire, *ils ralentissent la circulation des liquides dans ces éléments* et, à partir de ce moment, la vitalité de la feuille décroît rapidement.

Il ne se produit aucune autre modification dans les éléments des faisceaux avant la chute de la feuille, sinon l'apparition de cals dans

les tubes criblés de cette région, comme d'ailleurs dans tous ceux du reste de la plante.

La feuille jaunit de plus en plus à mesure que sa vitalité diminue et les cellules du pétiole meurent de son sommet vers sa base. Pendant ce temps, une assise de la partie supérieure de la région verte s'individualise progressivement, en ce sens que le protoplasme y devient plus dense encore qu'ailleurs ; c'est *la couche séparatrice, réduite, dans le cas présent, à une seule assise de cellules*.

Cette couche séparatrice s'établit justement dans la région de moindre résistance des faisceaux, à la hauteur de leur portion rétrécie. Elle a une surface parfaitement plane, sensiblement perpendiculaire à la direction du pétiole qu'elle traverse dans toute sa largeur (*cs*, fig. 1). Sa limite interne est située un peu au-dessus de l'angle axillaire de la feuille.

Pendant que la couche séparatrice s'individualise de la façon qui vient d'être indiquée, *au-dessus et contre elle, le tissu du pétiole modifie la nature de ses parois, lesquelles se lignifient sans augmenter d'épaisseur* et fixent, dès lors, assez fortement les colorants de la lignine (fuchsine ammoniacale, phloroglucine, etc.).

La région ainsi lignifiée comprend une à plusieurs assises de cellules ; elle est à son maximum d'épaisseur du côté interne du pétiole et diminue à mesure que l'on approche de son bord externe (*rs*). Nettement délimitée inférieurement par la couche séparatrice et très caractérisée contre cette dernière, elle l'est de moins en moins vers le haut. Quelquefois la lignification se propage également à travers les faisceaux, aux dépens de leurs éléments primitivement cellulosiques, y compris les thylles ; mais, d'autres fois, elle n'y est que faiblement indiquée. Nous désignerons dorénavant cette couche sous le nom de *couche lignifiée sus-cicatricielle*.

Tel est l'état de l'articulation du pétiole peu de temps avant la chute de la feuille.

C'est seulement quelques jours avant le détachement de cette dernière que commence le fonctionnement de l'assise séparatrice. Il s'y produit d'abord quelquefois de rares recloisonnements dans toute la région comprise entre les trois faisceaux rentrants et à

mi-distance de ces derniers, mais il ne s'en produit que là. Puis les cellules de cette assise s'accroissent d'abord longitudinalement, l'accroissement portant sur une portion très restreinte de leurs parois longitudinales, située généralement à leur partie supérieure, au voisinage de la région lignifiée du pétiole (*cs*, fig. 2 et 3). A mesure que l'accroissement longitudinal s'accentue, la paroi cellulaire devient très mince dans sa région de croissance et elle paraît finalement n'y plus comprendre que la membrane primaire. La portion cellulosique de la paroi des cellules épidermiques qui font partie de l'assise séparatrice subit également cet allongement, après rupture de la cuticule et des couches cuticulaires (*m*, fig. 3).

L'accroissement longitudinal des cellules de l'assise séparatrice tend à écarter la base du pétiole du coussinet. Seuls les vaisseaux foliaires résistent à cette action et ne subissent aucun allongement. Leur résistance et les mouvements de la feuille provoquent d'abord un plissement des parois amincies de la couche séparatrice, mais la croissance des cellules de cette couche et leur turgescence, aidées par celles des thylles au même niveau, augmentant toujours, provoquent bientôt par traction la rupture des vaisseaux ligneux. La feuille n'est plus retenue alors que par les délicates parois de l'assise séparatrice ; aussi son poids, qui est énorme relativement à la faible résistance de ces dernières, suffit à les briser peu à peu et la feuille tombe.

Le vent est en outre un des agents les plus puissants de la chute des feuilles, et, assurément, il peut, à lui seul, la provoquer avant même que les éléments résistants des faisceaux n'aient été complètement brisés par l'action de l'assise séparatrice. La gelée est également un agent très énergique de la chute, au moins lorsque l'assise séparatrice est arrivée à ce degré de développement où ses parois sont devenues très minces. Il semble probable que cette dernière cause agit en gonflant plus ou moins rapidement l'eau de turgescence des cellules de la couche séparatrice, peut-être même, en congelant le contenu de celles qui sont voisines de la surface du pétiole et en activant ainsi la rupture des derniers éléments résistants. Au premier rayon de soleil, la feuille plus ou moins complètement isolée du coussinet, s'échauffe, se dégèle et tombe sous l'action de son propre poids. C'est pourquoi, dans les derniers jours d'octobre, alors que

les assises séparatrices sont en pleine activité, la moindre gelée détache une grande quantité de feuilles.

La défoliation se produit généralement, chez l'*Aristolochia Sipho*, dans la seconde moitié d'octobre. Normalement, si les agents extérieurs ne viennent pas brusquer le détachement des feuilles, ce sont les plus âgées, c'est-à-dire celles de la base des pousses, qui tombent les premières.

Comme la couche séparatrice est peu éloignée de l'insertion de la feuille, celle-ci, en tombant, ne laisse qu'un faible coussinet sur la tige. La cicatrice fraîche se montre d'une couleur vert clair due à la chlorophylle que contient le parenchyme immédiatement sous-jacent. Elle présente la forme de l'insertion du pétiole, c'est-à-dire celle d'un fer à cheval (*ci*, fig. 4), dans lequel les deux extrémités et le milieu sont fortement élargis, les deux branches intercalées étant au contraire très étroites et presque linéaires. Dans les trois régions élargies se trouvent les trois cicatricules des faisceaux foliaires (*cif*, fig. 4). Celles-ci n'offrent ni creux ni relief, car les faisceaux se brisent juste au niveau de la couche séparatrice ; toutefois, elles sont nettement indiquées par leur coloration plus pâle que celle du reste de la cicatrice.

L'espace compris entre les branches de la cicatrice est occupé par les trois bourgeons inférieurs que protégeait le pétiole. Ces trois bourgeons sont, tantôt nettement séparés, au moins au sommet, tantôt très voisins les uns des autres, leur ensemble formant alors une seule éminence conique. Le quatrième bourgeon se trouve seul entre les extrémités du fer à cheval et un peu au-dessus. Tout cet ensemble, bourgeons et plage comprise entre les branches de la cicatrice, présente un aspect argenté et chatoyant, dû aux longs poils qui le recouvre, et, le tout forme sur la tige un renflement d'autant plus marqué que cette dernière devient, au niveau d'insertion des feuilles, oblique sur sa direction inférieure.

Nous avons vu précédemment que la plaie, produite par la feuille en tombant, n'était protégée en aucune façon contre les agents extérieurs. On n'y remarque, du moins, aucun moyen de défense de nature histologique, lignification ou subérification, car les tissus restent cellulosiques et sans changements apparents. Nous n'avons pas constaté davantage qu'il y en eut de nature chimique, comme par exemple, la

présence d'acides organiques, tannin, etc. Mais la grande vitalité des cellules du coussinet, qui sont gorgées de protoplasme, constitue peut-êtreun système de défense provisoire en attendant les modifications qui vont se produire rapidement et que nous décrirons dans un instant. La résistance d'un tissu à la dessiccation et à l'envahissement par les organismes inférieurs est, en effet, en rapport avec la turgescence et la vitalité de ce tissu.

A la surface de la cicatrice, on retrouve les restes des minces parois brisées de la couche séparatrice. Les vaisseaux primaires sont déjà bouchés par des thylles, mais ces thylles sont encore à parois cellulosiques comme les cellules dont ils dérivent ; les tubes criblés sont obstrués par des cals.

La plaie ne reste pas longtemps en cet état et la cicatrisation commence quelques jours après la chute de la feuille. On voit alors se produire dans les tissus du coussinet foliaire, et sans qu'il s'y soit établi aucun recloisonnement, une modification graduelle des parois cellulaires qui s'imprègnent de *lignine* et de *subérine*. En outre, à mesure que se caractérise cette modification des parois, les cellules se vident et meurent. Il y a, de cette façon, constitution d'une lame *ligno-subéreuse* (1) cicatricielle au-dessous de la surface de blessure.

La ligno-subérisation n'a pas de foyer spécial d'apparition. C'est généralement, cependant, dans la portion inférieure de la lame et, contre les faisceaux, qu'elle se montre d'abord ; souvent, aussi, elle apparaît en beaucoup d'endroits à la fois. A mesure que s'accentue cette transformation, la surface de la cicatrice, d'abord vert-clair, devient un peu brune. Une semblable coloration brune visible sur le pourtour du coussinet indique l'épaisseur de la lame ligno-subéreuse et montre qu'elle est plus grande en face des trois cicatricules ; sa limite inférieure est nettement indiquée et se trouve presqu'au niveau de l'angle axillaire (la ligne *H*, fig. 1, indique cette limite).

(1) Dans deux notes précédentes, nous avons employé le terme *scléro-subéreux* pour désigner ces tissus. De nouvelles recherches et une connaissance plus complète des faits nous ont amené à préférer à ce terme celui de *ligno-subéreux* qui indique d'une façon plus précise la présence de la lignine et de la subérine et qui permet, en outre, de signifier le dépôt de ces substances indépendamment de la nature des tissus dans lesquels elles se trouvent. Désormais, par conséquent, nous réserverons le terme *scléreux* pour désigner, parmi les tissus qui ont des parois lignifiées, ceux dont ces parois sont, en outre, plus ou moins épaissies.

Etude histologique de la couche ligno-subéreuse cicatricielle. — Les colorants communs à la lignine et à la subérine, (réactifs iodés de la cellulose (1), fuchsine ammoniacale, vert d'iode, etc.) colorent la totalité des parois de cette couche ; ils y révèlent une imprégnation très accentuée surtout à sa partie inférieure et diminuant graduellement vers la surface de la cicatrice sans l'atteindre toutefois. Il subsiste en effet, au-dessous des débris de cette dernière, deux ou trois assises de cellules qui restent cellulosiques et qui s'aplatissent ultérieurement à la surface de la cicatrice; nous les désignerons dorénavant sous le nom de *parenchyme sacrifié.*

Les réactifs spéciaux de la lignine (réaction de Wiesner (2), indol et acide sulfurique (3), sulfate d'aniline, chlorhydrate d'aniline, etc.) indiquent la présence de cette matière dans toute la lame de cicatrisation. Elle y imprègne complètement l'épaisseur des parois, sauf au voisinage immédiat des cavités cellulaires où les couches ne paraissent pas fixer ces réactifs de la même façon, sans cependant que les notions ainsi fournies présentent une netteté suffisante. Par contre les colorants spéciaux de la subérine (teinture d'alcanna, traitement par les couleurs ammoniacales suivi d'un lavage dans l'eau acidulée par un dixième d'acide sulfurique (4),etc.) indiquent vaguement la présence de cette substance dans les couches des parois qui bordent les cavités cellulaires, mais toutefois sans permettre non plus d'en préciser davantage la localisation.

Pour déterminer avec certitude la position de ces deux matières incrustantes, dans les membranes cellulaires de la lame de cicatrisation, nous avons dû nous adresser à une méthode nouvelle beaucoup plus précise que les précédentes et dont nous avons, d'autre part, eu l'occasion de nous servir toujours avec le plus grand succès, alors même que les autres se montraient complètement insuffisantes.

Notre procédé consiste à constater d'abord, sur une coupe témoin, la double imprégnation des tissus, au moyen de la fuchsine ammoniacale ou des réactifs iodés, puis à traiter d'autres coupes par les dissolvants de la lignine de façon à n'y conserver que la subérine et à pouvoir les étudier ensuite au point de vue de la localisation de cette dernière.

Le procédé de dissolution de la lignine, que nous avons trouvé le plus commode, est le traitement par l'eau de Javel bouillante pendant quelques minutes ou, mieux encore, par l'eau de Javel à froid agissant pendant plusieurs jours.

(1) Mangin (L.), *Sur les réactifs iodés de la cellulose*, Bull. de la Soc. bot. de France, t. 35, 1888, p. 421.

(2) Wiesner (J.), *Note über das Verhalten des Phloroglucins und einiger verwandter Koerper zur verholzten Zellmembranen*, Sitz. d. K. Akad. d. Wissench. zu Wienn, Bd. 77, p. 60.

(3) Niggl, *Das Indol, ein Reagenz auf verholzte Membranen*, Flora, 1881, p. 545.

(4) Tison (A.). *Méthode nouvelle de coloration des tissus subéreux*, Assoc. franç. pour l'avancement des sciences, Congrès de Boulogne 1899.

Les coupes doivent être ainsi traitées, par l'un des deux procédés, jusqu'à ce que la fuchsine ammoniacale ne colore plus du tout les vaisseaux. Elles sont alors lavées avec précaution, car leurs parois sont toujours plus ou moins gonflées et rendues très cassantes par ce traitement, surtout lorsque l'eau de Javel a été employée bouillante.

Les réactifs propres à la lignine ne se fixent plus alors sur aucune partie de la coupe. Par contre, l'acide phosphorique iodé colore entièrement en bleu les parois des vaisseaux et, dans le reste de la coupe, il bleuit également presque toute l'épaisseur des membranes cellulaires, celles justement dans lesquelles se fixaient auparavant les colorants de la lignine. Seule, *une très mince couche superficielle* qui, après ce traitement, paraît plus ou moins sinueuse à l'intérieur de chaque cellule, se colore en jaune comme auparavant. C'est également sur cette mince couche superficielle, et à l'exclusion de tout le reste des parois, que se fixe la fuchsine ammoniacale et les colorants spéciaux à la subérine que nous avons indiqués plus haut.

Cette couche subéreuse est très mince, c'est une vraie pellicule. Elle se distingue très nettement des couches d'épaississement qui constituent la paroi des cellules au moment de la chute de la feuille en ce qu'elle est *en discordance* avec elles au niveau des ponctuations, dans lesquelles elle pénètre et qu'elle tapisse jusqu'au fond (*po*, fig. 5). Elle se montre donc comme une couche de revêtement tardif pour la cellule et non comme le dernier épaississement de la paroi.

En somme, il résulte de tout ce qui précède que les cellules du coussinet qui entrent dans la composition de la lame de cicatrisation lignifient, sans les épaissir, les parois cellulaires qu'elles possèdent au moment de la chute (*scl*, fig. 5) et qu'elles les revêtent ensuite d'une mince couche nouvelle qui se subérise immédiatement (*sub*, fig. 5). Les cellules épidermiques comprises dans l'épaisseur de la lame de cicatrisation, subissent des modifications absolument identiques, en restant toutefois recouvertes extérieurement par la cuticule et les couches cuticulaires (*ep*, fig. 5).

L'épaisseur de la mince pellicule subéreuse interne est sensiblement la même dans toutes les cellules de la lame cicatricielle. Quant à l'intensité de la lignification, elle y est au contraire variable. De même que pour la région lignifiée que nous avons signalée au-dessus de la couche séparatrice, cette intensité est très grande dans la base de la lame cicatricielle et diminue graduellement vers le haut, de telle façon que, souvent, elle peut manquer totalement dans les cellules de

sa portion supérieure qui ne sont plus dès lors spécialisées que par l'existence de la pellicule subéreuse.

C'est à cause de la double imprégnation de leurs membranes cellulaires par la lignine et la subérine, que nous appelons ces tissus de cicatrisation *couches* ou *lames ligno-subéreuses*, terme plus exact que celui de *couches subéreuses* par lequel les ont désignés MM. Van Tieghem et Guignard (1) et que celui de *couches lignifiées* donné par M. Mölisch (2).

Le processus de cicatrisation dans les faisceaux foliaires est le même que dans le parenchyme cortical ; toutefois la ligno-subérisation ne les gagne qu'en dernier lieu ; elle y est, en outre, plus intense et la limite inférieure du tissu modifié y descend un peu plus bas, en formant une légère courbe vers la tige (nous avons indiqué par la ligne ponctuée *H*, sur la fig. 1, la limite inférieure de cette lame de cicatrisation). Tous les éléments des faisceaux, sauf les vaisseaux et les tubes criblés dont nous reparlerons plus loin, lignifient ainsi leurs parois (*scl*, fig. 6) et se revêtent ensuite d'une pellicule subéreuse (*sub*, fig. 6). Les thylles situés au niveau de la lame de cicatrisation se modifient de même que le parenchyme du faisceau dont ils ne sont qu'une dépendance (*th*, fig. 6).

Souvent, après la chute de la feuille et avant leur ligno-subérisation, ces thylles, par leur croissance et leur pression réciproque, réussissent à disloquer les vaisseaux, dans la région où se forme la couche cicatricielle. Lorsque, ce qui arrive le plus souvent, l'écartement des portions brisées des vaisseaux est peu considérable, ces dernières restent dans le même prolongement ; dans le cas contraire, elles se trouvent plus ou moins repoussées, un peu dans tous les sens, en dehors de leur axe primitif.

Les vaisseaux du bois secondaire qui, ainsi que nous l'avons déjà dit, ne possèdent ordinairement pas de thylles, sont cicatrisés, après la défoliation, par le dépôt d'une substance qui remplit totalement leur cavité, mais au niveau de la couche de cicatrisation seulement (*lig*, fig. 6). Cette substance se rencontre également dans la cavité des vaisseaux

(1) Van Tieghem (Ph.) et Guignard (L.), *loc. cit.*, p. 314.
(2) Mölisch (Dr Hans), *loc. cit.*, p. 177.

pourvus de thylles quand ceux-ci ne sont pas contigus les uns aux autres ; quant aux thylles eux-mêmes, ils n'en contiennent jamais. Nous reviendrons plus en détail sur cette matière d'obstruction dans l'étude du type suivant où elle se rencontre en très grande abondance.

Dans aucun des vaisseaux, les parois ne subissent de modification. Au niveau de la lame de cicatrisation, les tubes criblés lignifient plus ou moins leurs parois, mais il ne présentent jamais de pellicule subéreuse à leur intérieur (*tcr*, fig. 6) et ils sont presque toujours plus ou moins écrasés par les cellules voisines. Jamais nous n'avons réussi à y reconnaître, ni chez l'*Aristolochia Sipho*, ni dans les autres espèces que nous étudierons ultérieurement, la présence de thylles indiquée par MM. Van Tieghem et Guignard (1).

Il existe, à l'intérieur de la couche de cicatrisation, d'autres éléments que les tubes criblés et les vaisseaux chez lesquels la pellicule subéreuse interne manque également, ce sont les rares cellules mâclifères qui s'y trouvent dispersées (2). Leur paroi est, de même que celles des tubes criblés, plus ou moins lignifiée ainsi que la mince enveloppe qui entoure le cristal et les rares ponts qui la relient à la paroi (*cr*, fig. 5).

Généralement, la cicatrisation que nous venons d'indiquer est la seule que l'on observe pendant la première année (3). La majorité des coussinets présentent ainsi pour toute défense, pendant l'hiver, une lame ligno-subéreuse.

Quelquefois cependant certains coussinets, généralement ceux de la base des pousses, complètent la cicatrisation précédente par l'établissement, au-dessous de la lame ligno-subéreuse, d'une zone génératrice, qui, avant l'hiver, ne donne jamais plus que quelques assises de liège toujours à parois minces. Cette zone génératrice se forme aux dépens des cellules du coussinet qui sont immédiatement au contact de la lame ligno-subéreuse et par des recloisonnements paral-

(1) Van Tieghem (Ph.) et Guignard (L.), *loc. cit.*, p. 312.

(2) L'absence de pellicule subéreuse de revêtement, à l'intérieur des vaisseaux, des tubes criblés e des cellules cristallifères, ne proviendrait-elle pas de ce que ces éléments sont morts au moment de la différenciation de la couche cicatricielle ? la lignine qui imprègne la paroi des tubes criblés et des cellules cristallifères s'y serait déposée par diffusion de celle qu'ont produite les cellules voisines.

(3) Nous comptons les années entre deux reprises de végétation successives.

lèles à la limite inférieure de cette dernière ; ces recloisonnements débutent dans la région interne du coussinet et gagnent rapidement vers son bord externe.

En travers des faisceaux, la zone génératrice s'établit aux dépens de leurs éléments vivants. Quant aux tubes criblés, ils ne se recloisonnent jamais ; ils sont d'abord écrasés par les cellules de la zone génératrice, puis brisés sous l'influence de l'accroissement du liège dont la continuité s'établit entre leurs extrémités écartées. Il en est de même pour les vaisseaux secondaires, à cela près que leur rupture se fait un peu plus tardivement et qu'ils se brisent sans avoir subi d'écrasement préalable.

Dans les vaisseaux du bois primaire, au niveau de la zone génératrice du liège, les thylles sont toujours nombreux et serrés. Leur sort est le même que celui des autres cellules parenchymateuses au même niveau, c'est-à-dire qu'ils s'accroissent longitudinalement et se recloisonnent transversalement (*thp*, fig. 7). De telle sorte que, sous la double action de cet accroissement des thylles à leur intérieur et des cellules bordantes de la zone génératrice à leur extérieur, les vaisseaux primaires sont brisés ordinairement en plusieurs points très rapprochés, et que leurs fragments, ainsi que leurs ornementations, sont plus ou moins dispersés. Les thylles s'accolent alors aux cellules génératrices voisines *et établissent la continuité du liège cicatriciel en entrant dans sa composition*. Quelquefois, les thylles entrant ainsi dans la composition du liège sont plus ou moins aplatis par les cellules voisines qui croissent plus vite qu'eux (*c*, fig. 7). Il peut arriver aussi, mais plus rarement, que quelques thylles de ce niveau ne prennent pas part à la formation du liège, et la continuité de ce dernier s'établit alors, à travers le vaisseau qui les contient, de la même façon qu'à travers les vaisseaux secondaires.

Le liège cicatriciel, de même que la limite inférieure de la lame ligno-subéreuse qu'il suit, décrit, en traversant les faisceaux libéro-ligneux, une courbe plus ou moins prononcée vers la tige (*lic*, fig. 8). Nous reviendrons un peu plus loin sur cette particularité.

Si des cellules cristallifères se trouvent au niveau où se forme la zone génératrice du liège, elles ne se recloisonnent pas et n'entrent pas dans sa composition ; ladite zone passe alors au-dessous d'elles.

Le liège, lorsqu'il est apparu dès la première année, ne fait que s'épaissir pendant la seconde, mais, dans les nombreux cas où il n'existe pas à cette époque, c'est toujours au printemps de la seconde année qu'il commence à se former ; sa position est d'ailleurs la même au-dessous de la première lame de cicatrisation. La formation de sa zone génératrice débute également dans l'angle axillaire du coussinet et se propage de la même façon à travers le parenchyme cortical et les faisceaux.

Dans tous les cas, à la fin de la seconde année, la cicatrisation par ce liège est complète (*lic*, fig. 8) et son épaisseur est alors en moyenne de dix à douze assises de cellules. Il se termine contre la surface du coussinet foliaire, tout autour de celui-ci, en redescendant quelquefois légèrement vers le bas et, contrairement à ce qui existe pour le périderme de la tige (1) qui n'apparaît que plus tardivement et aux dépens de l'assise sous-épidermique (2), c'est fréquemment dans l'épiderme lui-même qu'il se développe sur le pourtour du coussinet.

Nous avons fait remarquer plus haut que le liège cicatriciel s'incurvait un peu vers la tige en traversant les faisceaux (*lic*, fig. 8). M. Staby (3), qui a remarqué cette déviation dans un certain nombre de cas, l'attribue à la présence de la gomme de blessure (4) à l'intérieur des vaisseaux, gomme qui, en donnant de la résistance aux faisceaux, forcerait la zone génératrice à contourner la région fasciculaire dans laquelle elle se trouve pour s'établir plus bas, à un niveau auquel la gomme cesse d'exister, ou du moins, cesse d'être très résistante.

Nous verrons, au cours de ce travail, que cette déviation de la couche de liège cicatriciel se produit en effet dans la majorité des cas, mais l'explication qui en est donnée par M. Staby, quoique très admissible à première vue, ne nous paraît nullement satisfaisante. En effet, dans beaucoup d'espèces, chez lesquelles la gomme de blessure fait à peu près défaut, ou chez lesquelles, comme dans le cas présent, elle est en faible quantité, le liège n'en décrit pas moins

(1) Nous emploierons toujours le mot *périderme* pour désigner spécialement le liège de la tige, réservant celui de *liège* pour le tissu subéreux secondaire cicatriciel.

(2) Douliot (H.), *Recherches sur le périderme*, Ann. des Sc. nat. Bot., 7e série, t. X, p. 332.

(3) Staby (Ludwig), *loc. cit.*, p. 19.

(4) C'est la substance d'obstruction que nous avons signalée précédemment.

une courbe vers le bas. Mais il y a plus ; il est d'autres cas inverses, où la gomme existe dans les vaisseaux jusqu'à une plus ou moins grande distance au-dessous de la couche primaire de cicatrisation et où le liège n'en traverse pas moins directement les faisceaux sans s'incurver. L'erreur de M. STABY vient de ce qu'il ne tient aucun compte de la ligno-subérisation des tissus du coussinet, qu'il ne mentionne même pas, le liège étant pour lui le seul tissu cicatriciel. En effet, dans tous les cas où nous avons constaté cette inflexion du liège cicatriciel vers la tige, en travers des faisceaux foliaires, nous avons toujours reconnu, d'une part, que, comme chez l'*Aristolochia Sipho*, la différenciation ligno-subéreuse y descendait plus bas dans les traces foliaires que dans le parenchyme cortical voisin et, d'autre part, que la transformation des cellules du parenchyme en cellules ligno-subéreuses y était suivie de leur mort et qu'elle les rendait par suite impropres à former une zone génératrice. Or voilà pourquoi, à notre avis, le liège cicatriciel s'infléchit dans certains cas vers le bas : c'est que, ne pouvant traverser le tissu ligno-subéreux qui est un tissu mort, il doit contourner les déviations de sa surface inférieure.

Chez l'*Aristolochia Sipho*, il peut arriver, rarement il est vrai, et seulement en face des trois cicatricules fasciculaires, que les premières assises formées par la zone génératrice du liège sous la lame cicatricielle primaire ne se subérisent pas comme les suivantes, mais s'accroissent considérablement dans le sens longitudinal, à la façon de l'assise formant la couche séparatrice automnale. De même que dans cette dernière, les parois délicates de ces assises se rompent, moins régulièrement toutefois, et il en résulte une exfoliation partielle des premières lames cicatricielles. Ce phénomène se rapproche évidemment d'autres plus réguliers et mieux caractérisés, que nous étudierons dans l'un des chapitres suivants et auxquels nous avons donné le nom de *rafraîchissement de cicatrisation* (1).

(1) TISON (A.), *Sur la chute des feuilles et la cicatrisation de la plaie*, C. R. de l'Acad. des Sc., 19 juin 1899.

2me TYPE. — *Amorpha fruticosa* L.

La base de la feuille présente sur sa face interne et très près de son insertion, entre ses deux stipules courtes et aiguës, un rétrécissement très important, au-dessus duquel elle se renfle (*P*, fig. 9).

De même que chez l'*Aristolochia Sipho*, le parenchyme cortical est, à la base de la feuille, formé de cellules un peu plus réduites comme taille que celles du reste du pétiole et celles du parenchyme cortical de la tige. Le cercle que forment les faisceaux foliaires s'aplatit un peu au-dessus de l'insertion du pétiole, dans son renflement, et s'y étrangle, à droite et à gauche, en formant trois groupes de faisceaux rentrants, dont le médian est plus large que les deux autres. Le volume total de ces faisceaux y est d'ailleurs beaucoup moins réduit que dans l'espèce précédente : il présente, à peu de chose près, la même importance que dans le reste de l'organe. Toutefois ici également les seuls éléments lignifiés sont les vaisseaux ; de même aussi la partie externe du liber, scléreuse au-dessus et au-dessous de cette région (*ls*, fig. 9), y devient cellulosique. Ainsi donc, au niveau où s'établira la couche séparatrice, la région externe du liber est molle ; on y observe bien encore quelques fibres, mais celles-ci y sont très rares et cellulosiques comme le reste du tissu.

Pour éviter des répétitions ultérieures, nous devons dire, dès à présent, que l'absence de liber scléreux et de fibres ligneuses s'est montrée la règle générale, à la base des pétioles, dans tous les nombreux cas que nous avons étudiés. Il n'existe également, à ce niveau, jamais de fibres libériennes dans le liber secondaire et il en est presque toujours de même dans le liber primaire. *Dans tous les cas, sans exception, les seuls éléments lignifiés que l'on rencontre au niveau des couches séparatrices des feuilles sont les vaisseaux.*

Le périderme de l'*Amorpha fruticosa* est, dans la tige, situé à une certaine distance de l'épiderme. Il pénètre dans la base du coussinet et s'y termine en se maintenant à peu près à la même distance des faisceaux libéro-ligneux (*pd*, fig. 9), de telle sorte que, en raison de l'épaisseur croissante du parenchyme cortical dans cette région, il

s'y écarte un peu de la surface du coussinet en approchant de sa terminaison.

De même que chez l'*Aristolochia Sipho* on remarque que, quelque temps avant la chute de la feuille, la région à cellules plus petites du coussinet paraît plus verte que le reste de la feuille et se caractérise par une plus grande densité du protoplasme en même temps que par l'abondance relative de la chlorophylle. Toutefois, en ce qui concerne la distribution et la fréquence de l'amidon, cette région n'a rien de spécial. Chez l'*Amorpha fruticosa*, il ne se produit pas de thylles dans les vaisseaux avant la chute de la feuille.

C'est dans la partie supérieure de la région verte que s'établit la couche séparatrice. Elle a une direction perpendiculaire à celle des faisceaux rentrants (*cs*, fig. 9). Du côté interne, elle correspond à la base du renflement moteur du pétiole ; elle coupe les faisceaux au voisinage du point où leur réunion en trois groupes s'effectue, et s'incurve légèrement vers le coussinet en les traversant.

Pendant l'individualisation de la couche séparatrice, il se produit dans le tissu voisin du pétiole, au-dessus d'elle, une lignification semblable à celle que nous avons signalée chez l'*Aristolochia Sipho*. Il en résulte la formation d'une couche lignifiée sus-cicatricielle peu épaisse (*rs*, fig. 10, 11, 12) plus mince du côté externe du pétiole.

Au lieu d'être constituée par une seule assise de cellules, comme dans l'espèce précédente, *la couche séparatrice de l'*Amorpha fruticosa *comprend deux ou trois assises superposées, à l'intérieur desquelles il ne se produit aucun recloisonnement.* Dans ces cellules le protoplasme est très dense, plus dense même que dans le reste de la couche verte.

Lorsqu'on examine la couche séparatrice à des époques de plus en plus voisines de la chute des feuilles, on constate d'abord que les parois cellulaires s'y gonflent légèrement (*mu*, fig. 10), en diminuant un peu la lumière des cellules, et en prenant des bords plus ou moins sinueux. Peu à peu, dans la partie supérieure de la couche séparatrice (*cs*, fig. 11), la portion médiane des parois ainsi gonflées se dissout et disparaît, de telle sorte qu'il n'y subsiste plus alors qu'une mince couche superficielle de chaque côté d'elle (*ci*, fig. 11) ; les cellules de ce niveau se trouvent ainsi séparées les unes des autres, leur protoplasme n'étant plus enveloppé que par les minces couches superficielles

de la paroi primitive. La dissolution des parois se fait de façon que les cellules, séparées les unes des autres par ce procédé, restent attachées irrégulièrement les unes au coussinet (*b*, fig. 12), ce sont les plus nombreuses, les autres au pétiole (*a*, fig. 12). Dans quelques endroits cependant il peut se produire une opposition assez régulière d'une assise ininterrompue de cellules attachées au pétiole et d'une assise restée sur le coussinet. Il peut arriver également qu'une cellule de la couche séparatrice se trouve décollée de ses voisines sur tout son pourtour et, par conséquent, soit devenue entièrement libre ; elle ne se détruit pas pour celà et reste turgescente comme ses voisines.

Après le décollement dont nous venons d'indiquer les phases, les cellules de la couche séparatrice se gonflent et s'accroissent rapidement dans le sens longitudinal par leurs extrémités libres. Entre leurs parois minces, autour de leur base d'attache, on voit alors se terminer en pointe mousse le reste non dissout de la région médiane des parois.

La croissance longitudinale des cellules de la couche séparatrice qui bordent les deux côtés de la fente de déhiscence les amène à venir buter contre la surface opposée et à presser sur cette surface ; par suite, elle tend à écarter le pétiole de son coussinet. Sous l'influence de cette force séparatrice, les vaisseaux et tubes criblés des faisceaux se rompent. La feuille n'ayant plus dès lors aucune adhérence avec le coussinet, tombe entraînée par son propre poids. De la même façon que chez l'*Aristolochia Sipho* la défoliation est en outre fortement aidée par le vent et la gelée ; nous ajouterons même que, pour la majorité des feuilles, la chute est notablement accélérée par ces deux agents.

En travers des faisceaux, la couche séparatrice se forme aux dépens des éléments vivants du liber et du bois. A cet effet les rares fibres cellulosiques et le parenchyme allongé du liber primaire gonflent également leur paroi, mais, probablement en raison de leur grande longueur qui dépasse de beaucoup l'épaisseur de la couche séparatrice, elles ne se décollent pas et paraissent se dissoudre entièrement.

Nous avons fait quelques recherches sur les modifications histologiques qui accompagnent le gonflement et la dissolution partielle des membranes dans la couche séparatrice. Au début du gonflement, les parois fixent plus énergiquement les colorants acides (rouge-congo, etc.) et moins énergiquement les colorants basiques (bleu de naphtylène, safranine, etc.) que celles des tissus parenchymateux

voisins (1). Cette opposition de coloration s'accentue davantage à mesure que les parois cellulaires se gonflent et deviennent de plus en plus mucilagineuses. Au moment où la dissolution partielle des parois commence, les portions qui vont se dissoudre ne fixent plus que faiblement les colorants basiques, et c'est surtout dans la région moyenne que cette fixation persiste le plus longtemps ; en outre, le rouge de ruthénium est, parmi ces colorants, celui qui donne la coloration la plus intense bien qu'elle soit encore très faible. Les colorants acides, au moment de cette dissolution, teintent encore fortement les parois de la couche séparatrice, mais moins cependant qu'au début de leur gonflement. Le chloro-iodure de zinc et l'acide phosphorique iodé sont à peu près sans action.

De ces diverses réactions il résulte que la modification subie par les parois consiste en une transformation mucilagineuse et, si l'on se reporte à la classification des mucilages de M. Mangin (2), on voit que celui de la couche séparatrice est mixte, c'est-à-dire pecto-cellulosique, mais avec prédominance de la substance cellulosique. La faiblesse de coloration que lui donne le rouge de ruthénium tient probablement, en effet, à ce que les dérivés des composés pectiques ne s'y trouvent qu'en très faible quantité.

Les minces couches superficielles de la paroi qui ne se dissolvent pas et continuent à envelopper le protoplasme après le décollement, ne nous ont paru subir, autant du moins que permet de le voir leur peu d'épaisseur, aucune modification histologique susceptible d'être mise en évidence par l'emploi des colorants (3).

Le décollement des cellules, à l'intérieur de la couche séparatrice, commence ordinairement dans la région externe du pétiole et gagne peu à peu vers son bord interne. L'époque moyenne de la chute des

(1) Ce qui semblerait indiquer que la dissolution ne se produit pas sous l'influence d'un milieu acide comme l'indique M. Wiesner, *loc. cit.*, p. 506.

(2) Mangin (L.), *Sur un essai de classification des mucilages*, Bull. de la Soc. bot. de France, T. 41, p. XL.

(3) Nous avons rapporté dans notre historique que M. Mölisch dit avoir remarqué, dans les cellules des couches séparatrices, la présence du ferment gommique en plus grande quantité que dans les autres cellules du coussinet. L'auteur s'est servi, pour révéler cette présence, de la réaction de M. Wiesner. Le procédé est le suivant : les coupes étant placées dans une goutte de solution d'orcine à 4 °/₀ sous le couvre-objet, on fait arriver sous ce dernier de l'acide chlorhydrique concentré, puis la préparation est chauffée jusqu'au voisinage de l'ébullition. Dans ces conditions, le contenu des cellules qui renferment le dit ferment, ainsi que les parois des cellules mucilagineuses, doivent se colorer d'abord en rouge, puis en violet ; les tissus lignifiés doivent se colorer en rouge sombre.

Ayant essayé cette réaction sur la couche séparatrice de l'*Amorpha fruticosa*, ainsi que sur celle de plusieurs autres espèces, nous avons bien obtenu la coloration rouge sombre des tissus lignifiés, mais non celle du contenu des cellules de la couche séparatrice, ni celle de leurs parois mucilagineuses.

feuilles est la seconde moitié d'octobre. Cette chute se fait d'une façon générale, dans l'ordre d'apparition des feuilles, c'est-à-dire de la base au sommet des pousses.

La cicatrice foliaire fraîche est de couleur vert-clair ; elle présente une forme triangulaire très arrondie aux angles et légèrement cordiforme sur la face interne (*ci*, fig. 13). On observe à sa surface, soit une seule cicatricule trilobée, soit trois petites cicatricules rapprochées en triangle, suivant le niveau auquel les faisceaux rentrants ont été brisés par la couche séparatrice ; ces cicatricules paraissent légèrement en creux. Le coussinet foliaire est très peu saillant ; de couleur verte à sa partie supérieure, il passe insensiblement vers le bas à la couleur brune de la tige. Sa coloration verte est due à la présence de chlorophylle dans les tissus sous-épidermiques, chlorophylle qui masque de moins en moins la couleur brune du périderme de la tige à mesure que ce dernier se rapproche de la surface, à la base du coussinet. La cicatrice foliaire est surmontée de deux bourgeons, l'un, plus près du coussinet, très petit, à peine visible extérieurement, l'autre situé au-dessus, beaucoup plus développé, surtout dans la région supérieure des pousses. A droite et à gauche de la cicatrice sont attachées les deux stipules courtes et aiguës de la feuille.

De même que chez l'*Aristolochia*, la plaie ne présente aucune défense au moment de la chute. Ultérieurement les cellules arrondies de la couche séparatrice meurent et s'aplatissent à la surface de la blessure. Puis, celle-ci agissant comme surface excitante sur les tissus du coussinet, provoque, après la chute de la feuille, la formation, au-dessous de la plaie, d'une lame ligno-subéreuse de cicatrisation.

Cette lame se différencie entièrement aux dépens des tissus du coussinet. Elle est environ deux fois plus épaisse vers l'extérieur ; en effet, tandis que sa surface supérieure est à peu près parallèle à la cicatrice, sa surface inférieure, qui est presque plane, part de l'angle axillaire du coussinet et descend très obliquement vers le bas (*ss*, fig. 14).

La modification ligno-subéreuse des éléments du coussinet débute généralement sur son pourtour ; elle progresse, de plus, de la base de la lame vers sa partie supérieure. Les éléments des faisceaux sont les derniers intéressés par cette modification. A mesure que cette dernière s'accomplit, la couleur du coussinet, de verte qu'elle était, devient brune.

La ligno-subérisation des tissus, considérée dans son ensemble, est maximale à la partie inférieure de la lame où elle est de plus limitée brusquement. Son intensité diminue au contraire graduellement vers le haut, et, à une certaine distance de la surface de la cicatrice, la lignification existe seule. Au-dessus de la région ainsi modifiée, il reste une assez épaisse couche de parenchyme sacrifié (*ce*, fig. 14). Dans la lame ligno-subéreuse, le dépôt de lignine, considéré séparément, diminue également d'intensité de la base vers le haut ; il est, de plus, beaucoup plus important dans le parenchyme cortical interne du coussinet et dans les éléments cellulosiques des faisceaux que dans le parenchyme cortical externe. Quant à l'épaisseur du revêtement subéreux des cellules, elle varie peu dans toute l'épaisseur de la couche.

Les cellules de la lame de cicatrisation se remplissent souvent, surtout à sa base, de substances brunes, gommeuses ou résineuses, analogues à celles que l'on rencontre souvent dans les cellules de certains lièges.

De même que chez l'*Aristolochia Sipho*, les tubes criblés et les vaisseaux ne présentent pas de pellicule subéreuse à leur intérieur.

Les tubes criblés sont bouchés par des cals ; en outre, au niveau de la lame de cicatrisation, ils sont presque tous écrasés par les cellules voisines (*tcr*, fig. 15). Les fibres et le parenchyme à cellules allongées de la région externe du liber, se conduisent comme les éléments parenchymateux de la lame de cicatrisation.

Le pétiole de l'*Amorpha fruticosa* possède des groupes de laticifères articulés dans le liber des faisceaux et au voisinage de leurs trachées. Ces laticifères se brisent au niveau de la couche séparatrice et leur contenu se concrète à l'air. Leurs parois, comme celles des tubes criblés, s'imprègnent de lignine au niveau de la lame de cicatrisation et, de même aussi que chez ces derniers, elles ne se revêtent pas d'une pellicule subéreuse interne (*la*, fig. 15).

La limite inférieure de la cicatrisation dans les faisceaux ne descend pas au-dessous de celle du parenchyme cortical.

Nous avons indiqué qu'il ne se formait pas de thylles dans les vaisseaux avant la chute de la feuille ; il ne s'en développe pas non plus après elle. L'obstruction des vaisseaux est effectuée, uniquement par dépôt dans leur cavité d'une substance dite « gomme de blessure », et,

celle-ci n'apparaît qu'après la chute de la feuille. Cette matière, que nous avons déjà vue accompagner ou remplacer les thylles au niveau des couches de cicatrisation, dans certains vaisseaux de l'*Aristolochia Sipho*, se produit, chez l'*Amorpha*, jusque dans les vaisseaux du système libéro-ligneux de la tige. (Nous avons indiqué, sur la fig. 14, par la ligne *lg*, la limite inférieure moyenne du tissu qui la renferme).

L'aspect qu'elle présente dans les vaisseaux, est variable : tantôt elle forme, le long des parois vasculaires, des masses arrondies vers l'intérieur (*V*, fig. 16), tantôt elle obstrue complètement leur lumière (V_1), d'autres fois, elle ne la remplit qu'imparfaitement (V_2). D'autre part, elle existe soit à l'état amorphe (*lga*), soit à l'état granuleux (*lgg*), les deux formes pouvant se rencontrer dans un même vaisseau (*V*). Nous pensons que ces deux états sont deux manières d'être différentes de la même matière et que l'une des formes n'est pas une modification tardive de l'autre, car les deux états, amorphe et granuleux, existent déjà dès le début de l'apparition de ladite substance et l'on retrouve encore ces deux formes dans les vieilles cicatrices.

Nous avons pu constater, comme MM. Frank (1) et Mölisch (2), Praël (3) et Temme (4), que cette matière était produite par les cellules voisines des vaisseaux, l'amidon y disparaissant au fur et à mesure de sa formation.

Incolore au début, elle prend bientôt, comme les parois vasculaires, une coloration plus ou moins jaune au niveau de la lame ligno-subéreuse, et le dépôt en est achevé au moment où commence la ligno-subérisation des autres éléments des faisceaux.

M. Frank et surtout M. Temme ont fait remarquer que cette sorte de gomme différait des autres en ce qu'elle ne se gonflait pas dans l'eau, qu'elle était insoluble dans l'eau froide, l'eau bouillante, l'éther, la potasse, l'eau régale et l'acide azotique à froid ; qu'elle se conduisait comme les parois lignifiées vis-à-vis de la

(1) Frank (B.), *Ueber die Gummibildung in Holz und deren physiologische Bedeutung*, Berichte der deut. Bot. Gesellsch., T. II, p. 321.

(2) Mölisch (Dr Hans), *Zur Kenntniss der Thyllen, nebst Beobactung über Vundheilung in der Pflanze*, Sitz. d. K. Akad. d. Wissench. zu Wienn, Bd. 97, p. 264.

(3) Praël (E.), *Vergl. Untersuchungen über Schulz- und Kernholzbildungen*, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 19, p. 1.

(4) Temme (F.), *Ueber Schulz- und Kernholz, seine Bildung und seine physiologische Bedeutung*, Theil's Landw. Jahrb., 1885, p. 465.

solution de fuchsine et du réactif de Wiesner. M. Temme, en outre, a montré que l'acide azotique bouillant la dissolvait. M. Mölisch annonce, de plus, que cette matière se conduit vis-à-vis du sulfate d'aniline, du métadiamibenzol, de l'orcine, du thymol, comme les membranes lignifiées, et admet, pour ce motif, qu'elle renferme de la vaniline.

Nous avons pu répéter la plupart de ces réactions et nous assurer de leur exactitude. Nous avons, de plus, constaté que cette matière se conduisait de tous points comme les membranes lignifiées, non seulement vis-à-vis des réactifs propres à la vaniline, mais aussi vis-à-vis de tous les autres réactifs de la lignine. Les réactifs iodés, les colorants ammoniacaux (fuchsine, vert de méthyle, violet de gentiane, vert acide de Mangin, etc.), le vert d'iode, les couleurs d'aniline, colorent cette substance comme les membranes lignifiées.

L'acide sulfurique ne la dissout pas, mais l'acide azotique bouillant, l'eau de javelle à froid agissant pendant plusieurs jours, l'eau de javelle bouillante agissant pendant quelques minutes, la potasse à chaud et sous pression, la font disparaître entièrement, de même que la lignine des tissus lignifiés.

Nous avons en outre constaté, comme M. Temme, que la digestion des coupes, dans un mélange d'acide chlorhydrique et de chlorate de potasse, enlève en un quart d'heure environ la vaniline de la pseudo-gomme ainsi que celle des tissus lignifiés, mais nous n'avons jamais remarqué, ni chez l'*Amorpha fruticosa*, ni chez les autres plantes que nous avons étudiées, la grande solubilité dans l'alcool du reste de cette matière, lorsque les coupes ont subi la digestion ci-dessus, solubilité qui, d'après l'auteur, rappelle la réaction des résines. De même, nous n'avons jamais pu obtenir la disparition totale de cette substance en poursuivant cette digestion pendant une demi-heure et même pendant un temps plus prolongé. La pseudo-gomme, dans ces conditions, non seulement ne disparaît pas, mais ne devient pas plus soluble dans l'alcool qu'après une digestion d'un quart d'heure. Il en est de même après le traitement par l'eau régale qui enlève également la vaniline de la gomme et des tissus lignifiés.

D'un autre côté si, après l'un ou l'autre de ces traitements, les réactifs de la vaniline (phloroglucine, indol, chlorhydrate et sulfate d'aniline, etc.), ne colorent plus cette substance, les autres réactifs de la lignine (couleurs ammoniacales, vert d'iode, couleurs d'aniline, etc.), la colorent de la même façon et avec autant d'intensité qu'auparavant, ainsi d'ailleurs que les membranes lignifiées.

M. Mölisch (1) admet que cette matière est une gomme particulière dans laquelle, par suite de son contact avec les vaisseaux, diffuse de la vaniline. L'auteur donne à penser, de cette façon, que c'est une

(1) Mölisch (Dr Hans), *loc. cit.*, p. 290.

partie de la vaniline des parois vasculaires qui passe dans cette substance. Or, il est facile de se rendre compte que l'intensité de coloration donnée par les colorants de la vaniline, aux parois des vaisseaux qui contiennent cette pseudo-gomme, est la même avant et après sa formation. D'ailleurs, l'auteur signale, au-dessous d'une blessure de *Saccharum officinarum,* la présence de cette gomme dans les tubes criblés et le parenchyme libérien ; elle n'avait cependant pas, dans ce cas, de parois lignifiées voisines capables de lui donner de la vaniline.

On a pu voir, d'après les diverses réactions énoncées ci-dessus, que la matière qui obstrue les vaisseaux, n'a des gommes ordinaires que l'aspect. Nous n'avons pu trouver aucune réaction chimique ou colorante permettant de la distinguer nettement de la lignine qui imprègne les tissus lignifiés. Aussi, pour nous, ladite matière n'est pas de la gomme, mais de la lignine déposée dans les vaisseaux et prenant l'aspect gommeux. Il n'y a, d'ailleurs, rien d'impossible à ce qu'une substance qui diffuse ordinairement dans les parois cellulaires, puisse exsuder et se déposer en dehors d'elles dans les cavités cellulaires.

En résumé, nous pensons que le terme *gomme de blessure,* par lequel on a communément désigné jusqu'à ce jour cette substance d'obstruction, est un terme défectueux, car, non seulement elle n'a aucun rapport avec la gomme sinon par son aspect, mais encore elle ne sert pas toujours à cicatriser une blessure. Si, en effet, elle se produit dans les vaisseaux des parties blessées des plantes, soit naturellement (cicatrices foliaires), soit artificiellement (piqûres, branches coupées ou rompues), elle peut se déposer également et surtout, comme l'ont démontré les auteurs précités, en grande quantité, concurremment avec des thylles, dans d'autres parties des plantes non blessées comme le cœur de bois. Nous emploierons donc désormais, pour la désigner, le terme *lignine gommeuse* qui a l'avantage de préciser sa nature chimique en même temps que son aspect.

La production de la lignine gommeuse est certainement le résultat d'une excitation de la surface interne des vaisseaux sur le parenchyme voisin, excitation produite par le ralentissement et même la cessation complète de leur rôle conducteur. Chez l'*Amorpha fruticosa,* cette excitation, au lieu de rendre les cellules voisines végétatives et de les amener à former des thylles, comme dans la majorité des vaisseaux de

l'*Aristolochia Sipho*, leur donne un rôle sécréteur et producteur d'une matière d'obstruction.

La lignine gommeuse se rencontre parfois aussi, au niveau de la lame de cicatrisation, dans quelques tubes criblés et dans quelques méats intercellulaires.

Les cellules cristallifères sont nombreuses dans le coussinet foliaire de l'*Amorpha*. Les cristaux d'oxalate de calcium qu'elles contiennent sont entourés d'une mince paroi cellulosique et englobés, en partie, dans un fort épaississement d'une portion de la paroi cellulaire qui se spécialise de très bonne heure en se lignifiant (*es*, fig. 17) ; elles rappellent ainsi celles de la feuille de *Citrus vulgaris*, décrites par Witlin (1). Au niveau de la lame de cicatrisation, la lignification envahit le reste des parois de la cellule cristallifère, ainsi que l'enveloppe du cristal; mais, il ne se forme pas contre elle de pellicule subéreuse autour de la cavité cellulaire. Par contre, presque toujours on remarque, remplissant cette cavité autour du cristal et de son enveloppe (*lig*, fig. 18), de la lignine gommeuse généralement à l'état granuleux.

La terminaison du périderme de la tige à l'intérieur du coussinet se trouve englobée dans la lame de cicatrisation (*pd*, fig. 14), et le phellogène, dans tout son parcours à travers cette dernière, meurt après s'être ligno-subérisé comme les tissus voisins.

Dans le parenchyme sacrifié sous cicatriciel, les cellules meurent rapidement, s'aplatissent plus ou moins au-dessus de la lame ligno-subéreuse, et la surface de la cicatrice se creuse ainsi légèrement autour des faisceaux, les faisant, dès lors, paraître en relief. Tout ce parenchyme sacrifié est généralement envahi par des myceliums de champignons divers qui emplissent presque complètement la cavité des cellules. Malgré l'abondance de ces champignons, jamais nous ne les avons vus, chez l'*Amorpha fruticosa* de même que dans d'autres cas analogues, pénétrer dans les cellules de la couche ligno-subéreuse. C'est la meilleure preuve que cette dernière est suffisante pour préserver la plante jusqu'à cicatrisation plus complète.

Pendant la première année, la cicatrisation que nous venons

(1) Witlin (J.), *Ueber die Bildung der Kalkoxalate-Taschen*, Bot. Centralb., Bd. 67, 1896, p. 97.

d'indiquer est la seule qui se produise dans les coussinets foliaires de l'*Armorpha fruticosa*.

An commencement de la seconde, il arrive parfois qu'une zone génératrice peu active s'établit tout contre la base de la couche de cicatrisation primitive (suivant la ligne *H*, fig. 19). Cette zone ne produit qu'une ou deux assises de liège et ne réussit pas à traverser les faisceaux ; souvent elle s'éteint même avant d'avoir traversé tout le coussinet. Après la précédente, une autre zone génératrice beaucoup plus active fait son apparition à un niveau inférieur. Elle débute à la base externe du coussinet et donne un liège qui se montre comme une sorte de dédoublement interne du périderme caulinaire (*lic*, fig. 19) et qui s'étend progressivement vers le haut dans la direction de l'angle axillaire. Chemin faisant, ce liège rencontre le liber scléreux des faisceaux et, comme il ne peut le couper, d'une part, il remonte le long de sa face extérieure en s'éteignant peu à peu, et, d'autre part, le contourne latéralement, de façon à pénétrer dans le liber mou sans changer de direction. Il traverse ensuite le reste des faisceaux en décrivant parfois une très légère courbe vers le bas. Dans l'angle axillaire du coussinet, il s'éteint à la base du bourgeon dormant, ou se continue avec celui de la pousse que forme ce bourgeon en se développant.

Ce second liège, qui se développe toujours et que nous pouvons considérer comme le vrai liège cicatriciel, traverse donc le coussinet à une certaine distance au-dessous de la couche primaire de cicatrisation. La région parenchymateuse du coussinet, comprise entre les deux, se lignifie quelque temps après l'apparition du liège cicatriciel, alors que ce dernier a déjà atteint une certaine épaisseur.

La continuation du liège à travers les faisceaux se fait comme chez l'*Aristolochia Sipho*, excepté en ce qui concerne les vaisseaux, qui, ne contenant pas de thylles, sont tous rompus par extension longitudinale sous l'effort de l'accroissement du liège en épaisseur, la continuité de ce dernier s'établissant entre leurs extrémités écartées, comme cela a lieu à travers les vaisseaux secondaires de l'espèce précitée. Les laticifères articulés, plus ou moins écrasés par les cellules du liège, se rompent de même à son niveau.

Lorsque, pendant la seconde année, l'un des bourgeons axillaires de

la feuille tombée se met à végéter et fournit une pousse, le développement transversal de la base de ce bourgeon provoque de bonne heure et, antérieurement à la formation du liège cicatriciel, une rupture longitudinale des tissus du coussinet. La fente, ainsi produite, n'intéresse que le parenchyme cortical, elle se fait presque dans le plan de symétrie du coussinet, un peu latéralement au faisceau rentrant médian et descend plus ou moins bas le long de la tige ; ses deux lèvres s'écartent de plus en plus à mesure que la pousse se développe. D'ordinaire, cette fente ne dépasse pas le niveau habituel de différenciation du liège cicatriciel, mais, dans le cas où il en est ainsi, ce liège la contourne inférieurement pour cicatriser la nouvelle blessure.

3me TYPE. — *Kœlreuteria paniculata* LAMK.

Nous ferons, relativement à la constitution de la base du pétiole du *Kœlreuteria paniculata*, les mêmes remarques générales que pour les deux cas précédents ; le parenchyme cortical y est à cellules plus courtes que dans le reste du pétiole ; les fibres ligneuses, les fibres libériennes et le liber scléreux y font également défaut. De même que chez l'*Amorpha fruticosa*, le volume des faisceaux y est à peine réduit.

Le périderme de la tige, très épais, surtout dans la base des pousses, se continue sous l'épiderme du coussinet pour se terminer généralement, à la base du pétiole, un peu au-dessus du niveau auquel se formera la couche séparatrice (*pd*, fig. 21).

Les phénomènes précurseurs de la chute de la feuille sont les mêmes que chez l'*Aristolochia Sipho*. La couche séparatrice s'établit à la partie supérieure de la région verte, à quelque distance de l'aisselle de la feuille (*cs*, fig. 21). Quelque temps avant la défoliation, il se produit, dans les vaisseaux ligneux de la base du pétiole, des thylles qui sont nombreux dans ceux du bois primaire et très rares dans ceux du bois secondaire d'ailleurs peu développé. On ne remarque, dans les tubes criblés, d'autres modifications que la formation de cals.

Ce qui distingue surtout ce type des deux précédents, c'est le mode de constitution de la couche séparatrice laquelle est toujours d'*origine secondaire*. A cet effet, il se produit à la partie supérieure du coussinet

et perpendiculairement à la direction du pétiole, une zone de recloisonnement à peu près plane, sauf dans la traversée des faisceaux où elle se relève légèrement vers le haut. Cette zone forme une lame d'épaisseur constante et sensiblement égale au diamètre longitudinal des cellules moyennes de cette région (environ 60 μ), de sorte que, suivant la taille, la forme et la position des éléments qu'elle rencontre, le recloisonnement porte (*cs*, fig. 22) tantôt sur une ou deux cellules, tantôt seulement sur une partie de cellule ; il gagne toujours de bas en haut dans chacune d'elles. La couche séparatrice est finalement formée de trois ou quatre assises de cellules, dont les cloisons jeunes sont sensiblement parallèles entre elles ainsi qu'à la direction générale de la couche ; les éléments y restent tout d'abord plats et conservent leurs parois minces.

Seuls les cellules mâclifères, les tubes criblés et les vaisseaux ne se recloisonnent pas, et il en est de même pour les cellules du périderme caulinaire, lorsqu'il s'étend jusqu'à ce niveau. Si une cellule mâclifère se trouve sur le passage de la couche séparatrice, celle-ci la contourne soit au-dessus, soit au-dessous et les recloisonnements se produisent dans les cellules immédiatement voisines (*cr*, fig. 22).

Le tissu du pétiole, au voisinage et au-dessus de la couche séparatrice, réagit comme dans les deux types précédents contre l'excitation produite par la constitution de cette couche, et, postérieurement au recloisonnement de cette dernière, il s'y produit une lignification des parois (*rs*, fig. 22 et 23).

C'est à la fin de septembre, environ trois semaines avant la défoliation, que débutent les recloisonnements formateurs de la couche séparatrice ; ils apparaissent tout d'abord à la base des feuilles inférieures des pousses.

Quelques jours avant la chute de la feuille, *il se produit un notable accroissement longitudinal de la couche séparatrice toute entière*, puis, la fente de déhiscence s'établit à l'intérieur de cette dernière, entre ses deux assises supérieures. De même que chez l'*Amorpha fruticosa*, le décollement est provoqué par une transformation des parois cellulaires en mucilage mixte, et par sa dissolution partielle. Toutefois, par suite du peu d'épaisseur de ces parois, surtout des transversales qui sont jeunes, leur portion mucilagineuse est peu considérable et, par suite, le gonflement préalable des membranes y est peu accentué (*cs*, fig. 23).

Le décollement à l'intérieur de la couche séparatrice se produit de telle façon que, de chaque côté de la surface de déhiscence, il reste un nombre à peu près égal de cellules qui, libres sur une partie de leur pourtour, demeurent attachées au coussinet et au pétiole par l'une de leurs faces. De même que chez l'*Amorpha fruticosa*, l'accroissement longitudinal en sens contraire des deux assises ainsi décollées et leur pression réciproque détachent mécaniquement la feuille en brisant les vaisseaux et les tubes criblés, *quand ceux-ci ne l'ont pas été déjà par l'accroissement longitudinal qui s'effectue dans la couche séparatrice toute entière antérieurement au décollement.*

Nous avons déjà fait remarquer que lorsque le périderme caulinaire s'élève jusqu'au niveau de la couche séparatrice, celle-ci ne l'entame pas. Il ne subit, par suite, aucune modification histologique et il est ensuite brisé comme les vaisseaux et les tubes criblés.

Les feuilles tombent habituellement dans la seconde moitié d'octobre ; leur portion qui reste attachée à la tige et forme coussinet est assez considérable. La cicatrice fraîche est vert-clair, elle est à peu près cordiforme, très large, et sa surface est presque parallèle à l'axe de la tige (*ci*, fig. 20). Un arc cicatriculaire, légèrement en relief, y marque la trace du système libéro-ligneux foliaire.

Dans ce troisième type, il ne s'est encore produit aucune cicatrisation de la plaie, au moment de la chute, si ce n'est que la plupart des vaisseaux sont bouchés par des thylles à parois cellulosiques. C'est seulement après la défoliation que les tissus du coussinet se différencient en une lame ligno-subéreuse de même nature que dans les types précédents (*ss*, fig. 24). La ligno-subérisation de cette lame de cicatrisation, dont la limite inférieure parallèle à la surface de la cicatrice se trouve juste au niveau de l'angle axillaire du coussinet, commence à se produire dans sa région basilaire et, à la fois, en plusieurs points du parenchyme cortical ; elle gagne ensuite progressivement vers le haut.

La distribution de la lignine et de la subérine y est la même que chez l'*Amorpha fruticosa*. Toutefois, il reste assez fréquemment, au milieu de la couche ligno-subéreuse, de petites plages plus ou moins espacées dans lesquelles les cellules conservent des parois entièrement cellulosiques.

Les cellules cristallifères qui sont à l'intérieur de cette lame ligno-subéreuse sont dépourvues de la mince couche subéreuse qui revêt intérieurement leurs voisines.

La ligno-subérisation des faisceaux libéro-ligneux est plus tardive que celle des tissus environnants. Elle y envahit tous les éléments sauf les tubes criblés et les vaisseaux, par un procédé qui rappelle également celui de l'Aristoloche ; mais, cependant, cette modification n'y descend pas au-dessous du niveau général de la lame ligno-subéreuse. Dans les vaisseaux ligneux, les thylles se ligno-subérisent comme les cellules, aux dépens desquelles ils se forment (*th*, fig. 25). Ces thylles ne se produisent, du reste, que dans les vaisseaux du bois primaire où ils peuvent être accompagnés d'une quantité variable de lignine gommeuse intercalée, et c'est cette dernière qui se rencontre seule dans les vaisseaux du bois secondaire qu'elle obstrue totalement (*lgg*, *lga*, fig. 25); cette substance est tantôt à l'état amorphe, tantôt à l'état granuleux.

De même que chez l'*Amorpha* il subsiste, entre la lame ligno-subéreuse et la surface de la cicatrice, une couche dont les cellules restées parenchymateuses s'aplatissent plus ou moins, puis sont envahies par des champignons ; mais, ici, ce parenchyme sacrifié est épais de huit à dix assises cellulaires.

On rencontre en outre assez fréquemment dans le coussinet et principalement à la base de la couche ligno-subéreuse, des substances résineuses brunes déposées dans la cavité des cellules.

A mesure que se produit la différenciation de la lame ligno-subéreuse la surface de la cicatrice change de couleur et devient brun-clair. Cette différenciation est d'ailleurs achevée avant l'hiver et la couche ainsi produite est, pendant la première année, la seule défense de la plante contre la blessure faite par la chute de la feuille.

Au printemps de la seconde année à partir du périderme caulinaire et s'appuyant sur lui au niveau où ce dernier pénètre dans la première couche de cicatrisation, la zone génératrice du liège cicatriciel s'avance, au-dessous de cette première couche, de l'extérieur vers les faisceaux qu'elle traverse de la même façon que chez l'*Aristolochia Sipho* pour se relier ensuite, dans l'angle axillaire du coussinet avec le périderme de la nouvelle pousse formée par le bourgeon ou avec le liège qui se

développe au-dessous du bourgeon quand celui-ci avorte. Sa direction est un peu plus oblique sur l'axe du coussinet que celle de la cicatrice foliaire.

Ce liège cicatriciel plus épais au centre du coussinet et principalement aux points où il coupe les faisceaux (*lic*, fig. 26) compte en moyenne de dix à quinze assises à la fin de la seconde année. Souvent postérieurement à son développement, un nouveau dépôt de lignine gommeuse se produit au-dessous de lui dans les vaisseaux.

Par le fait de l'accroissement en épaisseur de l'importante couche de liège cicatriciel et par celui aussi de l'obliquité de sa direction sur l'axe du coussinet, la portion de ce dernier qui est située en dehors d'elle est repoussée vers l'extérieur et légèrement déjetée sur le côté, de telle sorte que la partie des faisceaux foliaires qu'elle renferme ne se trouve plus être exactement dans le prolongement du reste inférieur de ces faisceaux.

Nous n'avons pas eu à signaler de fait semblable dans les deux cas précédents. En effet chez l'*Amorpha fruticosa* le liège cicatriciel est moins épais, de telle sorte que, malgré sa grande obliquité sur la direction des faisceaux, la déviation que nous venons de signaler y est à peine sensible ; de plus la résistance du liber scléreux aide à y maintenir les deux parties séparées des faisceaux dans le même prolongement. Chez l'*Aristolochia Sipho* nous avons bien signalé un liège cicatriciel épais, mais la direction générale en est perpendiculaire sur celle des faisceaux, de telle sorte que leurs portions écartées restent dans le même prolongement.

4me TYPE. — *Paulownia imperialis* Sieb.

Nous ferons relativement à la constitution du pétiole au niveau de désarticulation de la feuille, et à la terminaison du périderme de la tige le long du coussinet, les mêmes remarques que pour le *Kœlreuteria paniculata*.

L'ensemble des phénomènes qui précèdent la défoliation est plus complexe que dans les types précédents. Une coupe longitudinale de la base du pétiole, quelques jours avant la chute de la feuille, montre en effet, un peu au-dessus de l'insertion de cette dernière, une lame de tissu méristématique dans laquelle les cellules sont recloisonnées un grand nombre de fois. Cette lame de méristème est nettement limitée du côté

du pétiole par la couche séparatrice qui en occupe la partie supérieure et qui se distingue 1° par son protoplasme plus dense que celui du reste de la couche méristématique, 2° par la présence de nombreux grains d'amidon.

Les recloisonnements (*rm*, fig. 27) se montrent de moins en moins nombreux de la partie supérieure de la couche méristématique, où on en compte en moyenne de quatre à six par cellule, vers sa partie inférieure située environ à mi-distance de la couche séparatrice et de l'insertion du pétiole.

Les cloisons nouvelles présentent en majorité une direction parallèle à celle de la couche séparatrice, c'est-à-dire transversale, mais on en trouve également un grand nombre de direction très variable, soit longitudinale, soit oblique (*rm*, fig. 27). En règle générale, les cellules de petite et de moyenne grandeur se recloisonnent seulement transversalement ou obliquement. Les cellules de grande taille se recloisonnent souvent d'abord longitudinalement une seule fois, puis transversalement ou obliquement un certain nombre de fois ; ou bien, transversalement un certain nombre de fois, puis alors, une ou plusieurs des nouvelles cellules se recloisonnent obliquement ou longitudinalement. En fait, il n'y a aucune régularité dans la disposition des nouvelles cloisons formées, mais seulement prédominance de la direction transversale.

Dans les éléments parenchymateux des faisceaux, au niveau de cette couche, on remarque également quelques recloisonnements peu nombreux, en général un seul par cellule.

C'est de très bonne heure que la division cellulaire ci-dessus fait son apparition dans toute l'épaisseur de la région recloisonnée. Dès la fin d'août, dans les pétioles de la base des pousses, cette région commence à se charger d'un protoplasme plus dense et d'amidon, puis elle ne tarde pas à se recloisonner. L'amidon y disparaît alors en totalité ou en partie à mesure que s'effectue la division cellulaire. Les mêmes phénomènes se produisent successivement dans les feuilles de plus en plus rapprochées du sommet des pousses.

La division cellulaire n'est *ni précédée ni suivie de l'accroissement diamétral des cellules ;* en outre les nouvelles cloisons restent toujours minces.

Dans tous les cas, la lame méristématique est entièrement constituée, telle que nous l'avons décrite plus haut, vers la fin de septembre, environ un mois avant l'époque moyenne de la défoliation.

C'est vers la mi-octobre que de nombreux thylles apparaissent dans les vaisseaux du bois primaire des faisceaux. Ces thylles, toujours à parois très minces, sont entièrement formés, dans toute la base du pétiole, au moment de la chute ; il ne s'en développe que peu ou pas de nouveaux après cette dernière.

C'est également à cette époque qu'une couche de trois ou quatre assises des nouvelles cellules occupant la partie supérieure de la lame méristématique se spécialise comme couche séparatrice, par l'apparition de grains d'amidon et par l'augmentation de la densité de son protoplasme. Cette couche fonctionne comme celle du *Kœlreuteria paniculata*, c'est-à-dire qu'elle augmente d'abord légèrement en épaisseur par accroissement longitudinal de chacune de ses cellules, puis que cet accroissement de la couche entière est suivi d'un décollement entre ses deux assises supérieures. Les parois de cette couche étant peu épaisses, leur portion moyenne mucilagineuse, qui se dissout ensuite, est également très faible.

Le décollement des cellules, à l'intérieur de la couche séparatrice, commence souvent en plusieurs points à la fois ; mais, cependant, plus généralement du côté externe du pétiole.

Nous n'avons jamais, chez le *Paulownia*, observé de lignification dans les tissus du pétiole au-dessus de la couche séparatrice ; toutefois il s'y établit quelques recloisonnements analogues à ceux de la couche méristématique du coussinet.

Les feuilles tombent ordinairement au commencement de novembre. La cicatrice foliaire, très large, présente la forme d'un cercle légèrement aplati vers le haut. Les cicatricules fasciculaires disposées sur un arc presque fermé sont peu visibles. Le coussinet foliaire est saillant, surtout extérieurement, la surface de la cicatrice étant un peu inclinée sur l'axe de la tige.

Quoique les phénomènes qui précèdent la chute de la feuille soient plus complexes que dans les espèces précédentes puisqu'il se produit, sous la couche séparatrice, un abondant recloisonnement du tissu du coussinet, la plaie ne présente cependant encore d'ordinaire aucune

trace de cicatrisation à cette époque. Sur quelques échantillons seulement, nous avons rencontré de petites plages lignifiées, dans la lame méristématique, au voisinage de la surface de déhiscence et sur le pourtour du coussinet.

Après la défoliation, la cicatrisation se fait, comme dans les types précédents, par constitution d'une couche ligno-subéreuse et celle-ci présente beaucoup de ressemblance avec celle du *Kœlreuteria paniculata*. Sa limite supérieure, peu nette, se trouve au voisinage de la base de la couche méristématique, dont les cellules restent ordinairement cellulosiques et s'aplatissent plus ou moins à la surface de la cicatrice. Ce n'est qu'assez rarement que la lignification gagne cette couche recloisonnée ; encore n'y est-elle dans ce cas que faiblement indiquée et jamais accompagnée de la formation d'une pellicule subéreuse.

Il est bien curieux de remarquer que, chez le *Paulownia imperialis*, la constitution de la lame méristématique ne semble pas d'une grande utilité pour la cicatrisation de la blessure, attendu que, contrairement à ce que nous verrons ultérieurement dans quelques cas analogues, ce n'est pas à ses dépens, mais à ceux du tissu sous-jacent, que se produisent les modifications histologiques destinées à cicatriser la plaie. Cette lame de méristème semble ici jouer plutôt le même rôle que le tissu parenchymateux sous-cicatriciel du *Kœlreuteria*, c'est-à-dire qu'elle est comparable au parenchyme sacrifié.

Avant la complète différenciation de la couche cicatricielle ligno-subéreuse, les cellules du coussinet se remplissent souvent de substances résineuses brunes analogues à celles que nous avons indiquées dans les types précédents. Cette matière est rarement répandue uniformément dans tout le coussinet ; elle se montre le plus souvent, soit seulement dans la région moyenne de la couche de cicatrisation, soit en deux bandes dont l'une occupe la couche méristématique écrasée et l'autre la base de la lame cicatricielle.

La cicatrisation des éléments des faisceaux se fait absolument comme chez le *Kœlreuteria paniculata*, la lignine gommeuse s'y développe cependant en moins grande quantité, les thylles y étant plus nombreux.

Le parenchyme cortical externe du coussinet, au niveau de la couche primaire de cicatrisation, présente de nombreux méats plus ou moins larges. Souvent ces méats sont, eux aussi, bouchés par un dépôt de lignine gommeuse (*lig*, fig. 28), d'une façon analogue à celle décrite par

M. Mölisch (1) dans une blessure de tige de *Canna*. Les méats de petite et moyenne lumière sont entièrement obstrués ; les grands méats ne le sont qu'imparfaitement et la lignine gommeuse y est réunie en petites masses arrondies placées le plus souvent dans les angles.

Dans tous les coussinets foliaires, la cicatrisation que nous venons d'indiquer est la seule qui se produise pendant la première année. Au printemps de la seconde, le liège cicatriciel fait son apparition. Le plus souvent sa zone génératrice s'établit au-dessous et contre les couches de cicatrisation de première année, quelquefois, cependant, à une certaine distance de ces couches. Dans ce dernier cas, la région du coussinet comprise entre le liège et la couche de cicatrisation de première année reste cellulosique mais s'imprègne d'une substance brune rapidement soluble dans l'eau de Javelle.

La zone génératrice du liège apparaît d'abord contre la face interne du coussinet, gagne peu à peu tout son pourtour et s'avance ensuite vers son centre. Elle coupe les faisceaux par le même procédé que chez l'*Aristolochia Sipho*, mais elle les traverse directement sans s'incurver vers la tige.

Sur tout le pourtour du coussinet, le liège cicatriciel se raccorde à angle droit avec le périderme de la tige. Il est très épais à la fin de la seconde année, surtout au niveau des faisceaux où il possède une mayenne de douze à quinze assises de cellules.

5me TYPE. — *Diospyros virginiana* L.

Chez le *Diospyros virginiana*, nous trouvons un autre genre de complexité des phénomènes de défoliation, en ce sens que la cicatrisation commence à s'y produire avant la chute de la feuille.

Une coupe longitudinale du pétiole, quelques jours avant la défoliation, nous montre en effet, traversant déjà sa base, une couche de cicatrisation ligno-subéreuse (*ss*, fig. 29) établie dans le parenchyme du coussinet. Cette couche, dont les cellules n'ont subi préalablement aucun

(1) Mölisch (Dr Hans), *Zur Kenntniss der Thyllen, nebst Beobachtung über Vundheilung in der Pflanze*, Sitz. d. K. Akad. d. Wissench. zu Wienn, Bd. 97, 1888, p. 292.

recloisonnement (*ss*, fig. 31), est nettement délimitée à la partie supérieure par le plan de la couche séparatrice contre laquelle elle se termine, et la limite entre ces deux tissus est d'autant mieux marquée que les cellules du second sont beaucoup plus petites que celles du premier.

Le pétiole possède en effet, dès le mois de mai, alors que la feuille arrive à son état adulte, une articulation basilaire marquée par un léger sillon circulaire, au niveau duquel se trouve une couche spécialisée légèrement oblique sur la direction des faisceaux rentrants. Celle-ci comprend trois ou quatre assises de cellules recloisonnées une seule fois, surtout longitudinalement, et n'ayant ensuite subi aucune croissance intercalaire (*art*, fig. 30) ; les cellules y sont par suite beaucoup plus petites que dans le pétiole et dans le futur coussinet qu'elles séparent nettement l'un de l'autre ; elles y sont presque polygonales et ne laissent entre elles que des méats angulaires très petits.

C'est cette couche qui, sans aucun recloisonnement ultérieur, se différenciera à l'automne en couche séparatrice. La position qu'occupera cette dernière est donc nettement indiquée déjà à la base de la feuille adulte.

Au moment de la chute de la feuille la lame de cicatrisation intéresse surtout le parenchyme cortical, dans lequel sa limite inférieure forme une légère convexité vers le bas (*ss*, fig. 29) ; toutefois, les faisceaux libéro-ligneux sont déjà entamés par la ligno-subérisation sur leur pourtour et vers la partie supérieure de la lame.

Contrairement à ce que nous avons vu jusqu'alors, la couche de cicatrisation est, au point de vue histologique, à peu près homogène dans toute son étendue, la lignification ayant partout la même intensité et l'épaisseur de la pellicule subéreuse interne étant la même dans tous ses éléments.

De même que chez le *Paulownia imperialis*, dont l'étude a fait l'objet du chapitre précédent, il ne se différencie pas de couche lignifiée sus-cicatricielle.

Le périderme de la tige, quand il existe, se termine un peu au-dessous de la couche séparatrice (*pd*, fig. 29).

La ligno-subérisation des cellules du coussinet débute au commencement du mois d'août dans les coussinets des feuilles situées à la base des pousses, un peu plus tard dans les autres. Pour celà, le protoplasme

y devient tout d'abord un peu plus dense et l'amidon plus abondant. L'imprégnation des parois par la lignine et la subérine apparaît ensuite; elle débute sur tout le pourtour du coussinet, contre la couche séparatrice et au contact de l'épiderme. De ce point elle s'avance en même temps vers les faisceaux et vers la base de la lame, l'amidon disparaissant des cellules à mesure que s'accentue cette différenciation.

La formation de la couche ligno-subéreuse est en général achevée vers la fin de septembre. Les éléments des faisceaux sont encore intacts à cette époque et la circulation n'y est nullement gênée. Vers la fin de ce même mois, de rares thylles apparaissent dans les gros vaisseaux spiralés, puis la base du pétiole ne subit plus aucune autre modification jusque vers la fin d'octobre, époque ordinaire de la défoliation. C'est quelque temps avant cette dernière que la cicatrisation ligno-subéreuse commence à gagner les éléments du pourtour des faisceaux, au voisinage de la couche à petites cellules indiquée plus haut ; en même temps, celle-ci se caractérise comme couche séparatrice par l'augmentation de densité de son protoplasme.

Le fonctionnement de cette couche séparatrice diffère un peu de celui que nous avons décrit précédemment. En effet, avant le décollement, chacune de ses cellules et, par suite, la couche toute entière ne subissent qu'un accroissement longitudinal égal environ à un cinquième de leur volume primitif. De plus, leurs parois cellulaires, quoique fixant un peu plus énergiquement que le reste du parenchyme les colorants de la cellulose, ne paraissent pas mucilagineuses ; elles ne se gonflent pas et ne présentent pas de déformation par suite de ramollissement. Au moment de la chute de la feuille, on voit seulement ces cellules s'arrondir et les méats intercellulaires s'agrandir ; et il en est ainsi surtout dans la partie supérieure de la couche, où la membrane pectique primaire ne se dissout pas seulement dans les angles, mais aussi sur une grande partie du pourtour des cellules qui sont ainsi isolées les unes des autres sur deux rangs (*cs*, fig. 31). La dissolution peut même se produire, de place en place, sur tout le pourtour d'une cellule et l'isoler complètement des autres.

Le décollement à l'intérieur de la couche séparatrice se produit généralement de la région externe du pétiole vers sa région interne Contrairement à ce qui se passe chez le *Paulownia imperialis*, les cellules des deux surfaces de déhiscence ne s'accroissent que peu longitudina-

lement et en sens contraire. La pression mécanique exercée sur la base du pétiole est, pour cette cause, très faible et elle doit être fortement aidée par les agents extérieurs pour arriver à rompre les faisceaux.

La cicatrice foliaire affecte la forme d'un demi-cercle (*ci*, fig. 32), au centre duquel on voit une cicatricule fasciculaire un peu en relief, de même forme qu'elle. Le coussinet foliaire est très saillant.

Après la chute de la feuille et pendant la première année, la seule modification qui se produise dans les coussinets foliaires est l'achèvement de la cicatrisation des faisceaux. Cette dernière se fait suivant les mêmes procédés qu'ailleurs, mais elle est très incomplète : la lignine gommeuse y fait presque défaut dans les vaisseaux, de même du reste que les thylles, et quelques-uns seulement de leurs éléments parenchymateux, surtout à la base de la lame de cicatrisation, se ligno-subérisent; le plus grand nombre d'entre eux reste cellulosique ; après leur mort, ces derniers prennent une coloration brun foncé. Cette modification cicatricielle des faisceaux, quoique très faible, descend plus bas que celle du parenchyme cortical environnant.

De même que dans les types que nous avons étudiés jusqu'ici, c'est pendant la seconde année que s'achève la cicatrisation par l'établissement d'un liège au contact immédiat de la couche cicatricielle de pre mière année. Ce liège traverse les faisceaux par le même procédé que chez l'*Amorpha fruticosa*, et en s'incurvant vers le coussinet. Il possède, à la fin de la seconde année, l'épaisseur peu considérable de trois ou quatre assises de cellules seulement.

6me TYPE. — *Morus nigra* L.

Chez le *Morus nigra* la cicatrisation est accomplie, avant la chute de la feuille, par la ligno-subérisation d'un tissu d'origine méristématique.

Une coupe longitudinale, pratiquée à cette époque dans le plan de symétrie du pétiole, nous montre en effet une lame ligno-subéreuse épaisse, traversant tout le coussinet et ne respectant que les faisceaux (*ss*, fig. 33). La direction générale de cette couche de cicatrisation est presque perpendiculaire à celle du pétiole, mais présente en son centre une légère concavité. Son épaisseur augmente faiblement de l'intérieur vers l'extérieur du coussinet et sa limite inférieure est située un peu au-dessus de l'insertion de la feuille sur la tige.

Toutes les cellules du coussinet qui composent cette couche sont recloisonnées une ou plusieurs fois, au plus quatre fois, suivant qu'elles sont plus ou moins allongées dans le sens longitudinal. Nous retrouvons dans cette lame méristématique, au point de vue de la taille des nouvelles cellules, de la répartition et de l'épaisseur des nouvelles cloisons, les mêmes faits que chez le *Paulownia imperialis* ; toutefois, ces dernières y sont un peu plus régulièrement orientées dans le sens transversal (*ss*, fig. 34).

Les cellules cristallifères de cette région ne se recloisonnent jamais (1) et il en est de même des cellules épidermiques qui sont déjà très petites.

La lame ligno-subéreuse est nettement limitée à sa partie supérieure par la couche séparatrice à laquelle elle confine, elle est également nettement limitée à sa base (*ss*, fig. 34). Au double point de vue de la lignification et de la subérification, elle est ordinairement très homogène dans toutes ses parties. Quelquefois, cependant, à la base de la lame, la subérisation ne se limite pas seulement à la mince couche de revêtement interne des cellules, mais imprègne aussi légèrement la région voisine de leurs parois.

A la même époque les éléments des faisceaux sont ordinairement respectés par la ligno-subérisation, non seulement lorsque ces faisceaux traversent perpendiculairement la couche cicatricielle, mais encore lorsqu'ils y circulent presque horizontalement (2). Toutefois la ligno-subérisation peut, déjà avant la défoliation, avoir gagné ceux de ces éléments qui sont les plus voisins du parenchyme cortical. En outre, tous les vaisseaux primaires sont abondamment pourvus de thylles depuis une courte distance au-dessus de la couche séparatrice jusque un peu au-dessous de la couche ligno-subéreuse.

(1) Pour éviter des répétitions ultérieures nous ferons remarquer dès à présent qu'il en est toujours ainsi des cellules cristallifères, qu'elles se trouvent ou non à l'intérieur d'un tissu méristématique, soit couche séparatrice, soit couche de cicatrisation, etc..

(2) La réunion des faisceaux foliaires, avant leur rentrée dans la tige, se fait en effet, en partie au niveau de la couche ligno-subéreuse et en partie au-dessous d'elle, de telle sorte qu'il n'est pas rare de voir des faisceaux traverser cette couche presqu'horizontalement, sur une plus ou moins grande longueur.

Le faisceau foliaire médian possède un trajet *très sinueux* au-dessous des différentes couches de cicatrisation, mais cette disposition, qui existe sur la feuille adulte, n'a rien à voir avec la chute de la feuille (fig. 33). Nous avons trouvé la même particularité de ce faisceau médian chez le *Morus alba*, le *Broussonetia papyrifera*, le *Ficus carica* et le *Celtis occidentalis* (fig. 60).

Il se produit de plus, chez le *Morus nigra,* une lignification des tissus du pétiole au-dessus de la couche séparatrice (*rs*, fig. 33, 34, 37), mais cette lignification ne porte que sur une ou deux assises de cellules.

La couche séparatrice est constituée par trois ou quatre assises de cellules nouvelles prises dans la partie supérieure de la couche méristématique, cellules qui ont conservé leur protoplasme dense et n'ont pas subi les modifications histologiques du reste de cette dernière. Elle est un peu plus épaisse dans sa région externe que dans sa région interne. Les cellules qui la composent ne sont pas nécessairement les seules qui résultent du recloisonnement de l'assise primaire du coussinet à laquelle elle doit son origine (comme le montrent en effet les fig. 34 et 37, *cs*) ; une cellule primitive de cette dernière assise peut, après recloisonnement, entrer à la fois dans la constitution de la lame ligno-subéreuse par ses cellules filles inférieures, dans celle de la couche séparatrice par ses cellules filles moyennes et souvent même dans celle de la couche lignifiée sus-cicatricielle par ses cellules filles supérieures.

Tel est l'état de la base du pétiole quelques jours avant la défoliation.

La différenciation de la lame ligno-subéreuse commence environ un mois avant la chute de la feuille, vers la mi-septembre. La portion du coussinet qui entre dans sa composition, se montre abondamment pourvue d'amidon. Les recloisonnements y apparaissent dans toute l'épaisseur de la couche à la fois, mais, dès le début, sont plus actifs à sa partie supérieure. Vers la mi-octobre, alors que toutes les nouvelles cloisons sont formées, la ligno-subérisation commence à se produire. Elle débute à la partie supérieure de la lame et, à la fois, au voisinage de l'épiderme, contre les faisceaux et au contact des nombreux laticifères qui traversent cette région ; de ces différents points, elle gagne rapidement toute l'épaisseur de la couche méristématique. C'est également à ce moment que commence la prolifération des thylles dans les vaisseaux.

La couche lignifiée sus-cicatricielle se différencie un peu plus tard, au début de la formation de la couche séparatrice et alors que cette dernière devient déjà fortement turgescente (1).

Le détachement des feuilles se produit ordinairement dans les premiers jours de novembre ; il résulte d'un fonctionnement de la couche

(1) Ce qui semblerait prouver que, chez le *Morus nigra*, c'est surtout cette turgescence qui exerce une action excitante sur les tissus voisins du pétiole, plutôt que la division cellulaire déjà produite antérieurement.

séparatrice qui est identiquement le même que chez le *Kœlreuteria paniculata*. Le dédoublement des parois à l'intérieur de cette couche commence du côté externe du pétiole et s'avance peu à peu vers son bord interne.

La couche séparatrice étant légèrement concave au centre du coussinet, la surface de la cicatrice fraîche l'est également. Cette dernière possède une couleur brun-clair due au contact immédiat de la couche ligno-subéreuse de cicatrisation. On remarque, sur toute sa surface, de petits points qui forment comme une poussière blanchâtre et qui sont dus à un peu de latex desséché provenant des laticifères brisés ; nous reviendrons plus loin sur ces laticifères.

Les cellules de la couche séparatrice restées attachées au coussinet meurent bientôt et s'aplatissent contre la surface de la cicatrice.

Cette dernière présente la forme d'une ellipse légèrement aplatie à sa partie supérieure (*ci*, fig. 35). Le coussinet est très saillant et se prolonge latéralement par deux bourrelets qui s'éteignent graduellement vers le milieu du contour de la tige.

Après la défoliation la constitution de la lame ligno-subéreuse de cicatrisation ne subit, jusqu'à l'hiver, que les quelques modifications suivantes. Dans le bois des faisceaux les thylles et les éléments parenchymateux se ligno-subérisent à leur tour et la lignine gommeuse complète la cicatrisation commencée par les thylles. Dans le liber, composé surtout à ce niveau de tubes criblés, quelques rares éléments parenchymateux se ligno-subérisent également, mais cette cicatrisation est bien incomplète, la majorité du tissu restant à parois cellulosiques.

Pendant la seconde année, la cicatrisation s'achève par l'établissement d'un liège au-dessous des couches ligno-subéreuses et à leur contact. Ce liège fait son apparition dans la région externe du coussinet où il se raccorde avec le périderme de la tige. Il est très épais à la fin de la seconde année (*lic*, fig. 35), plus épais que l'ensemble des deux couches annuelles du périderme caulinaire. De même que dans plusieurs des cas précédents, et pour la même raison, il coupe les faisceaux en s'incurvant plus ou moins vers le bas. Il traverse les vaisseaux de la même façon que chez l'*Aristolochia Sipho*, c'est-à-dire que les thylles placés au niveau de sa zone génératrice entrent souvent dans la composition de cette dernière.

Dans la majorité des coussinets la zone génératrice du liège donne

également du phelloderme vers l'intérieur (*ph*, fig. 36). Ce dernier est composé de cellules parenchymateuses en files radiales à angles le plus souvent arrondis (1); il est très épais au centre du coussinet et en particulier en travers des faisceaux où il compte de cinq à sept assises de cellules ; il diminue d'épaisseur du centre vers la surface près de laquelle il cesse d'exister. Le développement de ce phelloderme accroît l'écartement entre la portion des faisceaux que renferme la base du coussinet et celle qui est comprise dans la première lame de cicatrisation, tout en les conservant dans le prolongement l'une de l'autre.

Nous avons remarqué que le phelloderme situé au-dessous du liège cicatriciel est plus ou moins développé, suivant que la cicatrisation ligno-subéreuse s'étend plus ou moins profondément dans les faisceaux pendant la première année, c'est-à-dire suivant qu'elle force la zone génératrice du liège cicatriciel à s'incurver plus ou moins bas vers la tige. C'est ainsi que, lorsque cette cicatrisation s'y fait au même niveau que dans le parenchyme cortical et que, par suite, le liège traverse directement les faisceaux, il ne se produit pas de phelloderme au-dessous de lui.

Lorsqu'un bourgeon axillaire se développe pour donner une pousse pendant la seconde année, la cicatrice foliaire sous-jacente se fend, de bonne heure, assez régulièrement en deux parties par une ouverture longitudinale assez profonde. Le liège cicatriciel passe alors au-dessous de la plaie produite par cette nouvelle blessure et plonge plus profondément dans les tissus du coussinet, formant ainsi une anse dans laquelle se développe toujours un épais phelloderme.

Cicatrisation des laticifères. — On sait que le *Morus nigra* possède des laticifères dits rameux qui sont surtout nombreux dans le parenchyme cortical. Leur cicatrisation est déjà mise en évidence par ce fait qu'il ne se produit aucun écoulement de latex lors de la chute de la feuille.

Examinons des coupes longitudinales de la base du pétiole quelques jours avant la défoliation, coupes faites de façon que les laticifères puissent être observés sur une grande longueur. Traitons-les ensuite successivement par le sulfure de carbone et l'eau de Javel, pour dé-

(1) Ce phelloderme se présente comme celui que nous avons dessiné (fig. 77) pour le *Fraxinus Ornus*.

barrasser ces derniers de leur contenu. Chaque branche du système laticifère ainsi nettoyé nous présente alors nettement (cl_1, cl_2, fig. 37), deux cloisons les fermant hermétiquement, *l'une au-dessus de la couche séparatrice, dans le pétiole, et l'autre au-dessous d'elle, dans le coussinet.* Ces deux cloisons sont en *doigt de gant,* à convexité dirigée vers la couche séparatrice, c'est-à-dire tournées l'une vers l'autre. Très minces dans leur région d'attache sur la paroi du laticifère, elles augmentent graduellement d'épaisseur jusqu'au sommet de leur convexité.

Elles se conduisent vis-à-vis des réactifs comme les parois du laticifère lui-même. Les colorants de la cellulose se fixent sur elles et, un peu plus énergiquement sur la face interne de la concavité ; ceux des matières pectiques s'y fixent également, mais surtout sur la face convexe de la même région. Traitées par le réactif de Schweizer, elles diminuent légèrement d'épaisseur et c'est la portion interne qui se dissout toute entière ; dans le reste de la membrane, les colorants des matières pectiques indiquent toujours la présence de cette substance.

De ces observations, il résulte donc que ces cloisons sont de même nature que les parois des tissus parenchymateux, avec cette différence, cependant, qu'une mince région de leur concavité est entièrement cellulosique.

De ces deux cloisons, celle qui se produit au-dessous de la couche séparatrice se forme en un point des laticifères généralement situé au voisinage du bord inférieur de la couche ligno-subéreuse, soit au-dessous, soit quelquefois un peu au-dessus (cl_2, fig. 37) ; excessivement rarement, elle apparaît au voisinage de la couche séparatrice ; mais, dans ces deux derniers cas, bien que située au milieu d'un tissu ligno-subéreux, elle reste pecto-cellulosique de même, du reste, que la paroi du laticifère qui, elle non plus, ne se modifie pas au niveau de ce tissu.

La seconde de ces cloisons, celle qui se produit dans le pétiole, au-dessus de la surface de décollement de la feuille, est, au contraire, généralement placée assez loin de cette surface (à une distance notablement plus grande que ne le représente la fig. 37, cl_1, parfois à sept ou huit fois cette distance). Jamais elle ne se forme inférieurement à la la couche lignifiée sus-cicatricielle (*rs*, fig. 33), en face de laquelle elle apparaît même très rarement.

Par exception, dans l'un des nombreux échantillons que nous avons examinés, l'un des laticifères présentait, au-dessus de la couche sépa-

ratrice, deux cloisons au lieu d'une ; la supérieure était restée à paroi mince.

L'occlusion des laticifères se produit toujours de façon que le système tout entier soit hermétiquement fermé des deux côtés de la surface de déhiscence. Si, en effet, soit au-dessus, soit au-dessous de cette surface, un laticifère vient à se ramifier, l'occlusion pourra se faire, soit avant la ramification par une seule cloison, soit après la ramification par autant de cloisons qu'il y a de branches (*cl*, fig. 34).

Tout ce que nous venons de dire, relativement aux laticifères, est le résultat d'observations faites sur des coupes dont le latex avait été enlevé préalablement. Nous avons encore examiné ces éléments après en avoir fixé le latex afin de pouvoir étudier les relations entre lui et les cloisons d'obstruction.

Des coupes longitudinales dans la base du pétiole nous montrent alors que le latex est immédiatement en contact avec les cloisons et qu'il s'y trouve sur les deux faces (*la*, fig. 39). Mais généralement, sur leur face convexe, il cesse d'être granuleux à leur voisinage immédiat et forme une masse fortement réfringente, très distincte et de forme très variable (*bl*, fig. 39). Il se peut cependant que cette dernière, qui est d'ailleurs plus ou moins volumineuse, vienne à manquer, et, dans ce dernier cas, on observe un vide entre le latex granuleux et la surface convexe des cloisons.

Entre les cloisons en doigt de gant et au-dessous d'elles, dans le coussinet, le latex remplit complètement les laticifères. Au-dessus de ces deux régions, dans le pétiole jauni, il est plus ou moins fortement desséché et contracté.

Telle se présente l'occlusion des laticifères au moment de la chute de la feuille. Voici maintenant quel est le processus de cette occlusion.

Si, vers le milieu de septembre, on coupe transversalement le pétiole un peu au-dessus de sa base, à un centimètre environ de cette dernière, on voit le latex s'écouler vivement des deux faces de la section. Au commencement d'octobre, alors que le recloisonnement est en pleine activité dans la couche qui formera la lame ligno-subéreuse, il en est encore ainsi pour certains pétioles, mais déjà, chez d'autres, on ne remarque plus qu'un écoulement difficile sur la portion qui reste attachée à la tige. Un peu plus tard l'écoulement du latex cesse complètement de ce côté, tandis qu'il se produit toujours abondamment à la base de la feuille

coupée et aussi d'une blessure quelconque faite à la tige elle-même, dans le voisinage du coussinet. Donc, déjà à ce moment, au commencement d'octobre, la circulation du latex est empêchée dans la base de la feuille.

En examinant à cette époque des coupes longitudinales du pétiole, on ne remarque pas encore les cloisons en doigt de gant que nous avons signalées précédemment ; mais on observe qu'il existe déjà des masses de ce latex réfringent dont nous avons parlé plus haut (*bl*, fig. 38). Dans chaque laticifère on en voit deux, l'une au-dessus, l'autre au-dessous de la couche séparatrice qui, à cette époque, est déjà nettement indiquée par ses recloisonnements. En pressant légèrement sur le couvre-objet, nous nous sommes rendu compte que le latex restait immobile entre les deux masses d'un même laticifère, tandis qu'il pouvait voyager en dehors d'elles ; ces deux masses font donc l'office de bouchons. Ceux-ci s'écrasent assez difficilement et montrent toutes les réactions du latex avec cette différence, toutefois, qu'ils sont presque insolubles dans le sulfure de carbone et difficilement solubles dans l'eau de Javel.

C'est postérieurement à l'arrêt de la circulation du latex par la formation de ces bouchons, que se développent les cloisons en doigt de gant qui constituent l'occlusion définitive des laticifères. Nous n'avons pu déterminer avec certitude le mode de formation de ces cloisons qui doivent se développer, probablement, très rapidement. Les plus jeunes que nous ayons pu observer, vers le milieu d'octobre, affectaient déjà la forme en doigt de gant qu'elles possèdent au moment de la chute ; toutefois, leurs parois étaient encore très minces. Même après nettoyage convenable par les dissolvants du latex, nous n'avons remarqué aucun noyau dans leur voisinage ; mais, au-dessus et au-dessous d'elle, le protoplasme était plus condensé que dans le reste des laticifères où il formait seulement des traînées de place en place.

Dans presque tous les cas, les cloisons apparaissent immédiatement au contact des bouchons réfringents de façon que leur bord convexe s'applique intimement sur ces derniers (*cl*, fig. 39). A mesure que ces cloisons augmentent d'épaisseur (1), les bouchons de latex semblent au contraire diminuer par leur bord opposé à la cloison, puis disparaître quelquefois complètement ; c'est alors et de la sorte qu'il se produit un vide à leur place. Tout ceci explique qu'au moment de la défoliation et,

(1) Cet épaississement nous a paru se faire surtout sur leur face concave.

suivant que les cloisons se sont formées plus ou moins tardivement, l'occlusion des laticifères présente les différents états que nous avons signalés plus haut.

Le fait que les cloisons en doigt de gant, pendant leur formation et leur accroissement, sont en relation intime avec les masses réfringentes du latex, et que ces masses disparaissent en totalité ou en partie à mesure que se produit leur épaississement, nous avait d'abord porté à penser qu'elles étaient dues à une transformation de ces masses refringentes. Mais à aucun moment les réactions de ces dernières ne rappellent en quoi que ce soit celles des membranes qui, nous l'avons déjà dit, sont entièrement pecto-cellulosiques ; de plus, celles-ci se forment quelquefois à une certaine distance des bouchons et en restent séparées par un index de latex non modifié plus ou moins long.

Si nous résumons toutes les observations précédentes, voici quel est le processus de la cicatrisation des laticifères chez le *Morus nigra*. Il se produit d'abord, à la base du pétiole, dans chaque branche laticifère, une sorte de concrétion du latex formant deux bouchons, l'un au-dessus, l'autre au-dessous de la couche séparatrice. Cette première modification a certainement pour effet d'arrêter le mouvement du latex dans cette région et de permettre la formation des cloisons en doigt de gant qui constituent la véritable fermeture. La formation de ces dernières serait en effet très difficile dans un élément aussi peu stable que le latex. C'est, sans aucun doute, pour la même raison que ces cloisons apparaissent presque toujours au contact ou à une faible distance des bouchons, le latex étant certainement beaucoup plus stable au voisinage de ces points d'arrêts. Ces cloisons ne sont probablement pas produites à la suite d'une division de noyau cellulaire, mais par sécrétion directe du protoplasme qui est, ainsi que nous l'avons montré, plus condensé dans la région des laticifères où elles s'établissent.

Il ne faut probablement chercher l'explication de la forme en doigt de gant des deux cloisons d'occlusion d'un même laticifère que dans l'action de la pression que le latex exerce sur chacune d'elles en sens opposé. Peut-être aussi, l'excitation qui provoque l'évolution de la couche séparatrice et l'allongement de ses cellules vers la surface de déhiscence intervient-elle également pour produire la convexité des cloisons dans les laticifères.

Les membranes d'obstruction sont toujours en doigt de gant, mais

elles ne présentent pas toujours la forme régulière que nous avons indiquée précédemment; quelquefois, assez rarement d'ailleurs, on en trouve qui ne sont pas absolument convexes à leur sommet, mais plus ou moins aplaties (*2*, fig. 40) et parfois même repliées partiellement vers leur concavité (*1* et *3*, fig. 40).

Au niveau de la couche séparatrice les laticifères sont finalement brisés, sous l'influence de son accroissement en épaisseur, de la même façon que les tubes criblés et les vaisseaux ligneux (*la*, fig. 37). Au niveau du liège cicatriciel qui, la seconde année, se forme un peu plus bas, ils sont d'abord, de même encore que les tubes criblés, étranglés par la compression des cellules de la zone génératrice, puis étirés et enfin rompus par le liège, de telle sorte que celui-ci passe désormais entre leurs extrémités sans solution de continuité.

Il y a d'ailleurs lieu de remarquer qu'il en est ainsi, alors même que l'étranglement et la rupture par la zone génératrice du liège se produisent, non pas au-dessus, mais au-dessous de la cloison en doigt de gant. Ajoutons que dans ce cas, ces phénomènes ne sont pas précédés, comme on pourrait s'y attendre, de la formation d'une nouvelle cloison convexe à un niveau inférieur. C'est en effet le laticifère normal qui est ainsi rompu et non sa portion sacrifiée.

7me TYPE. — *Æsculus Hippocastanum* L.

Chez l'*Æsculus Hippocastanum* il existe encore, de même que chez le *Diospyros virginiana* et le *Morus nigra*, une couche de cicatrisation dès l'époque de la défoliation automnale mais la lame ligno-subéreuse est très réduite et déjà accompagnée d'un liège secondaire qui effectue presque seul la cicatrisation. Une coupe longitudinale de la base de la feuille, quelques jours avant sa chute, montre en effet une lame de liège qui traverse tout le parenchyme cortical (*lic*, fig. 41).

La direction de cette lame de liège est dans le prolongement de celle du périderme de la tige (*pd*, fig. 41) et, par suite, très oblique sur celle des faisceaux foliaires. Son épaisseur, plus importante au centre du parenchyme cortical, où elle comprend huit à dix assises de cellules (*lic*, fig. 42), diminue brusquement en son point de raccordement avec le périderme, surtout dans les régions externes et latérales du coussi

net. D'autre part, ce liège s'éteint autour de chacun des faisceaux en se recourbant légèrement vers le haut. Ses cellules sont de tous points semblables à celles du périderme. Comme elles, en effet, elles présentent un cadre subéreux peu épais et un fort épaississement scléreux qui porte seulement sur leur moitié interne. Cet épaississement est, en outre, de même que dans le périderme de la tige, d'autant plus épais qu'il appartient à des cellules plus intérieures.

Cest au-dessus et au contact immédiat du liège qu'est placée la lame ligno-subéreuse formée aux dépens du parenchyme cortical. En face de la région de raccordement de ce liège sur le périderme de la tige, là où il est très réduit, elle est plus épaisse qu'ailleurs et compense la faiblesse de la cicatrisation subéreuse secondaire. En ce point, les cellules très allongées longitudinalement y ont été préalablement recloisonnées trois ou quatre fois. La lame ligno-subéreuse, ainsi très épaisse au-dessus de la portion réduite du liège cicatriciel, diminue brusquement d'importance vers l'intérieur du pétiole ; au voisinage des faisceaux libéro-ligneux, elle ne compte plus que deux, ou même une seule assise de cellules, et, dans toute la région moyenne et interne de la lame de cicatrisation, elle peut manquer totalement (*ss*, fig. 41).

Nous avons donc eu raison de dire plus haut que la couche de cicatrisation était, chez l'*Æsculus Hippocastanum* et avant la défoliation, presqu'entièrement constituée par un liège.

Entre cette couche de cicatrisation et la couche séparatrice, il reste une lame de parenchyme sacrifié qui ne subit aucune modification (*ce*, fig. 41). Ce parenchyme, plus épais dans la région externe du coussinet où il compte en moyenne de trois à quatre assises, est réduit à une seule dans sa région la plus interne.

La couche séparatrice est formée par deux ou trois assises de cellules non préalablement recloisonnées ; elle est, par conséquent, d'origine primaire comme chez l'*Amorpha fruticosa* (*cs*, fig. 42). De même que dans plusieurs des types précédents, il se produit dans le pétiole, au-dessus d'elle, une réaction des tissus voisins, et celle-ci se traduit par la lignification de leurs parois (*rs*, fig. 41 et 42).

Nous avons déjà fait remarquer plus haut que le liège cicatriciel ne traverse pas les faisceaux foliaires vers l'époque de la défoliation. Toutefois, ces derniers sont en partie cicatrisés par la ligno-subérisation de ceux de leurs éléments cellulosiques, les plus voisins du parenchyme

cortical, qui se trouvent au niveau de la lame de cicatrisation. En outre les vaisseaux, surtout ceux du bois primaire, sont abondamment remplis de thylles dans toute la base du pétiole et jusque près de leur rentrée dans le système caulinaire.

Tel est l'état de la base de la feuille quelques jours avant sa chute.

La lame de cicatrisation (liège et tissu ligno-subéreux) se forme de très bonne heure.

Elle fait son apparition dès la fin de juin pour les feuilles placées à la base des pousses, et, vers la fin du mois de juillet, elle est déjà en partie formée dans toutes les feuilles.

Elle commence ordinairement à apparaître dans le parenchyme cortical, à mi-distance des faisceaux et de l'épiderme. Elle y forme d'abord plusieurs plages dans la région dorsale du pétiole, puis, celles-ci se raccordent bientôt entre elles et la lame s'avance ainsi en arc de cercle, autour des faisceaux, se rejoignant bientôt dans le parenchyme cortical interne ; elle progresse en même temps, d'une part, vers les faisceaux et, d'autre part, vers la surface du pétiole.

Au début de la différenciation des plages corticales, la mince région ligno-subéreuse de la partie supérieure, s'y différencie la première, puis au-dessous et contre elle, apparaissent les recloisonnements de la zone génératrice qui fournira du liège vers l'extérieur. Les plages s'élargissent peu à peu, la ligno-subérisation précédant toujours l'apparition de la zone génératrice au-dessous d'elles.

Dans tous les coussinets, vers le milieu du mois d'août, la lame de liège est entièrement formée. Déjà, à ce moment, elle possède presque son épaisseur définitive dans le milieu du parenchyme cortical. Elle arrive déjà jusque contre les faisceaux, mais finit, vers le pourtour du coussinet, à une certaine distance du périderme de ce dernier, *avec lequel elle ne se raccorde pas encore*. Il n'existe, à ce moment, aucune indication de la couche séparatrice.

Vers la fin d'août, la lame de cicatrisation atteint son épaisseur définitive, mais elle laisse toujours les faisceaux intacts et ne se raccorde pas encore avec le périderme de la tige. Les choses restent dans le même état jusque vers la fin de septembre. C'est alors seulement que la zone génératrice du liège cicatriciel continue à s'avancer vers la surface du pétiole, précédée par le recloisonnement et la ligno-subérisation du pa-

renchyme cortical externe, et qu'elle finit par se raccorder avec celle du périderme de la tige sur tout le pourtour du pétiole. C'est même à cause de ce raccordement tardif que le liège est toujours, sur le pourtour du coussinet d'une épaisseur bien moindre que partout ailleurs, mais finalement la plus grande épaisseur du tissu ligno-subéreux dans cette région y donne toutefois à la totalité de la lame de cicatrisation une épaisseur plus considérable qu'en aucun autre point.

Pendant que s'achève ainsi le liège cicatriciel par son raccordement avec le périderme de la tige, la couche de cellules qui deviendra séparatrice se charge d'amidon en même temps que la densité de son protoplasme augmente. D'autre part, c'est à partir du moment où cette couche s'individualise, que la couche lignifiée sus-cicatricielle se différencie au-dessus d'elle dans le pétiole. C'est également vers cette époque que les thylles prolifèrent dans les vaisseaux et que la ligno-subérisation gagne peu à peu les éléments des faisceaux dans le coussinet. Dans le reste de la feuille les cellules meurent de son sommet vers sa base jusqu'à la couche séparatrice, et la défoliation s'effectue.

Le mécanisme de la chute est identiquement le même que chez l'*Amorpha fruticosa*, mais les parois des cellules qui composent la couche séparatrice étant peu épaisses, leur région moyenne qui se transforme en mucilage, se gonfle et se dissout, est très faible. Par contre, l'accroissement en épaisseur de la couche toute entière, avant le décollement, est plus considérable.

Les feuilles tombent vers le commencement de novembre et, normalement, les plus anciennes les premières. La cicatrice fraîche présente une couleur gris clair, elle est scutiforme et porte à sa surface, disposées sur un arc de cercle, cinq ou sept cicatricules fasciculaires un peu en relief et de moins en moins larges du centre de cet arc vers les extrémités.

La couche séparatrice continuant presque directement la surface de la tige, il n'existe pour ainsi dire pas de coussinet.

La cicatrisation de première année des faisceaux s'achève dans tous les cas, après la chute de la feuille, par ligno-subérisation de tous leurs éléments parenchymateux au niveau de la lame de cicatrisation, et, cette modification s'y étend plus ou moins profondément suivant qu'elle se produit plus ou moins tardivement. La lignine gommeuse est rare dans les vaisseaux, ceux-ci étant déjà, comme nous l'avons

vu, presque complètement bouchés par des thylles avant la chute de la feuille.

Généralement, la ligno-subérisation des éléments des faisceaux est la seule cicatrisation qui s'y produise à la fin de la première année. Quelquefois cependant, avant l'hiver et à la base des pousses surtout, cette cicatrisation se complète par la continuation de la lame de liège, à travers les faisceaux au-dessous de leur portion ligno-subérisée.

Dans ce dernier cas, il se produit, à travers ces faisceaux, une zone génératrice qui s'appuie sur celle du liège cicatriciel au point de courbure que celle-ci fait en remontant le long des cordons libéro-ligneux et le nouveau recloisonnement s'établit à travers tous les éléments sauf les tubes criblés et les vaisseaux. Cette zone génératrice transfasciculaire forme le plus souvent une légère courbe vers la tige, courbe plus ou moins prononcée, suivant que la ligno-subérisation des éléments des faisceaux descend plus ou moins bas au-dessous du niveau que le liège cicatriciel occupe dans le parenchyme cortical. De même que chez l'*Aristolochia* les thylles des vaisseaux entrent le plus souvent dans la composition de ce liège (*thp*, fig. 43).

La zone génératrice, quand elle traverse ainsi les faisceaux avant l'hiver, ne donne jamais plus de deux ou trois assises de liège dont les éléments sont toujours à parois minces et ne présentent pas les épaississements scléreux des cellules du liège extra-fasciculaire. Souvent aussi elle ne réussit à traverser ainsi qu'une partie seulement des faisceaux.

Pendant la seconde année, la zone génératrice du liège transfasciculaire fournit une nouvelle couche de cellules dont les premières assises sont, de même que celles de l'année précédente, à parois minces et subéreuses, tandis que les dernières possèdent en plus l'épaississement scléreux des cellules du périderme caulinaire. Quand le liège ne traverse pas ou traverse imparfaitement les faisceaux dès la première année, il le fait pendant la seconde, mais la courbe qu'il décrit alors à travers ces faisceaux est toujours plus accentuée.

Il existe, dans le liber des faisceaux de l'*Æsculus*, des laticifères articulés peu nombreux. Dans la base du pétiole ces laticifères sont à cellules plus courtes que partout ailleurs. A mesure que, après la chute de la feuille, ou quelquefois avant cette chute, se produit la ligno-subérisation des faisceaux, ces laticifères se *recloisonnent trans-*

versalement une ou deux fois au niveau de la lame de cicatrisation et se ligno-subérisent comme le parenchyme. Lors de la formation du liège à travers les faisceaux, ces laticifères peuvent être quelquefois écrasés, mais le plus souvent ils se recloisonnent au niveau de la zone génératrice et *entrent dans sa composition* (1).

8me TYPE. — *Forsythia suspensa* VAHL.

Chez le *Forsythia suspensa* nous trouvons, au moment de la chute de la feuille, une cicatrisation plus complexe encore que chez l'*Æsculus*.

On y remarque en effet, au-dessous de la couche séparatrice, une double lame de cicatrisation bien caractérisée, c'est-à-dire une lame ligno-subéreuse complète doublée du côté du coussinet d'un liège cicatriciel (*ss* et *lic*., fig. 44).

La direction générale de cette double lame de cicatrisation est un peu oblique sur celle des faisceaux rentrants; sa limite inférieure est presque plane dans le parenchyme cortical externe, et légèrement courbe vers la tige dans le parenchyme cortical interne.

Dans toute la région externe et latérale du coussinet le liège se relie avec le périderme de la tige en s'incurvant vers le bas. Dans sa région interne, il se relie de même avec le périderme superficiel mais en s'incurvant fortement vers le haut (*lic*, fig. 44).

La double couche de cicatrisation est interrompue par le système libéro-ligneux foliaire de la même façon que chez *l'Æsculus*. Quelquefois cependant la ligno-subérisation gagne déjà une partie des faisceaux avant la chute de la feuille, mais, jamais la lame de liège ne les entame avant cette époque.

La portion ligno-subéreuse des couches de cicatrisation est entièrement formée par le tissu primaire non recloisonné (*ss*, fig. 45). La lignification y est très homogène dans toute son épaisseur et la pellicule subéreuse interne des cellules y est un peu plus épaisse que dans le cas précédent.

La couche séparatrice se trouve immédiatement au contact du tissu ligno-subéreux; de même que ce dernier, elle n'est pas d'origine

(1) La fig. 78 que nous avons dessinée pour les laticifères de l'*Acer campestre* représente également ce qui se passe chez l'*Æsculus*.

méristématique ; elle n'est formée en moyenne que par deux ou trois assises de cellules (*cs*, fig. 45). Légèrement concave dans le parenchyme cortical autour des faisceaux, elle remonte un peu vers le pétiole en traversant ces derniers.

De même que chez le *Diospyros virginiana* et le *Paulownia imperialis*, il n'existe aucune trace de lignification au-dessus de la couche séparatrice à la base du pétiole.

Aucun thylle ne se produit dans les vaisseaux de la trace foliaire avant la chute de la feuille.

La couche de cicatrisation commence à se différencier au début de septembre. La portion ligno-subéreuse apparaît la première. La modification histologique des cellules de cette portion, suivie de la disparition de leur contenu, commence presqu'en même temps, contre la surface externe et latérale du coussinet, et, dans le parenchyme cortical interne, contre les faisceaux. De ces deux régions elle s'avance à la fois vers les faisceaux et le bord interne du coussinet. Bientôt la lame ligno-subéreuse est complètement différenciée dans toute l'étendue du pétiole. C'est alors seulement que la zone génératrice du liège secondaire s'établit au-dessous et contre elle. Ainsi donc la portion ligno-subéreuse de la lame cicatricielle se forme toute entière avant sa portion subéreuse secondaire. Celle-ci se détache du périderme dans la région externe du coussinet, s'avance vers les faisceaux, en fait le tour sans les entamer et se prolonge ensuite, de l'autre côté, jusqu'au périderme interne. Elle comprend de quatre à six assises de cellules avant la défoliation, et sa zone génératrice a cessé de fonctionner à cette époque ; ses cellules sont plates comme celles du périderme caulinaire et, de même aussi que dans ce dernier, elle peut être accompagnée d'une ou de deux assises phellodermiques parenchymateuses.

C'est dans la seconde moitié d'octobre que se produit généralement le détachement des feuilles. Les cellules de la couche séparatrice se caractérisent à ce moment de la même façon que dans les types précédents. De même que chez le *Diospyros virginiana* les cellules de cette couche se décollent sans gonflement préalable et par simple dissolution de la membrane pectique mitoyenne. L'accroissement en sens contraire des deux assises décollées est encore, comme dans le cas que nous venons de citer, presque nul.

Ainsi donc, au moment de la défoliation, la plaie laissée par la feuille en tombant est déjà complètement cicatrisée par une double lame ligno-subéreuse primaire et subéreuse secondaire, sauf toutefois au niveau des faisceaux.

La forme de la cicatrice foliaire (*ci*, fig. 46) est triangulaire avec angles fortement arrondis. Cette cicatrice est surmontée de deux ou trois gros bourgeons disposés sur une file radiale. Une cicatricule fasciculaire en relief se montre en son centre. Le coussinet est très saillant et porte trois petits bourrelets qui partent des angles de la cicatrice et descendent jusqu'à une certaine distance au-dessous d'elle le long de l'entre-nœud.

Après la chute de la feuille, les seuls changements qui se produisent au niveau des couches cicatricielles se font à l'intérieur des faisceaux. Le liège, il est vrai, ne traverse jamais ces derniers pendant la première année, mais la ligno-subérisation achève de gagner leurs éléments parenchymateux jusqu'à une assez grande distance au-dessous de la double couche de cicatrisation. Il ne se développe pas non plus de thylles dans les vaisseaux, mais ces derniers sont entièrement bouchés par de la lignine gommeuse. Celle-ci ne se produit qu'au niveau des couches de cicatrisation.

C'est pendant la seconde année que le liège cicatriciel traverse les faisceaux (*lic*, fig. 47) en formant une courbe très accentuée vers la tige. Son épaisseur, à la fin de la seconde année, est considérable dans cette région de courbure, plus considérable même que l'ensemble des deux couches annuelles du reste du liège cicatriciel. La direction générale de l'accroissement de ce liège se fait de telle sorte que les portions écartées des faisceaux se trouvent dans le même prolongement.

Quelquefois le périderme de la tige, vers la fin de la seconde année, transforme sa dernière assise en sclérites ; dans ce cas, celle du liège cicatriciel est toujours modifiée de la même façon.

Quand un bourgeon se développe au-dessus d'une cicatrice, celle-ci ne subit parfois aucune modification, mais le plus souvent, l'accroissement de la base du bourgeon force la cicatrice à se fendre. La rupture se fait assez régulièrement par deux petites fentes latérales de chaque côté de la cicatricule, entre les trois petits bourrelets du coussinet. Les lèvres de ces fentes ne s'écartent jamais beaucoup ;

mais, lorsque la nouvelle blessure dépasse inférieurement les couches de cicatrisation de première année, le liège cicatriciel se propage au-dessous des surfaces mises à nu.

9me TYPE. — *Alnus glutinosa* GAERTN.

L'*Alnus glutinosa* présente l'exemple de la plus grande complexité de différenciation des tissus cicatriciels du coussinet au moment de chute de la feuille.

Des coupes longitudinales pratiquées dans la base du pétiole, quelques jours avant la défoliation, nous révèlent en effet la présence d'une double lame de cicatrisation comme chez le *Forsythia suspensa* (*ss* et *lic*, fig. 48) ; mais, cette double lame se distingue essentiellement de celle de cette espèce, en ce que sa portion ligno-subéreuse est d'origine méristématique.

Les recloisonnements (*ss*, fig. 49) sont, en effet, très nombreux dans cette partie de la couche cicatricielle et assez semblables à ceux que nous avons signalés chez le *Paulownia imperialis* et le *Morus nigra ;* cependant, ils sont ici moins abondants vers le haut et, au contraire, de plus en plus vers le bas. En outre, à mesure qu'ils sont plus fréquents vers la région inférieure de la lame de cicatrisation, ils sont également plus régulièrement transversaux, surtout dans les cellules allongées de la région externe du parenchyme cortical et il y a, de cette façon, passage insensible de la partie supérieure, dans laquelle les recloisonnements sont irréguliers, à la lame de liège inférieure dont toutes les cloisons sont transversales (*lic*, fig. 49). Sur tout le pourtour externe du coussinet la lame de liège cicatriciel se raccorde avec le périderme de la tige au-dessous de sa terminaison, en formant avec lui un angle très aigu (*lic*, fig. 48), de sorte que, dans cette région, la limite supérieure de la double lame de cicatrisation étant presque perpendiculaire à la direction du pétiole, cette double lame forme un coin le long du bord dorsal du coussinet.

L'épaisseur de chacune des deux couches de cicatrisation diminue de l'extérieur vers l'intérieur. La diminution du liège le réduit souvent, au voisinage de l'angle interne du pétiole et de la tige, à une seule assise de cellules ; il le fait même quelquefois disparaître à une courte distance de cette région (*lic*, fig. 48).

Entre la couche séparatrice, composée de deux ou trois assises de cellules, et la lame de cicatrisation, il existe une couche de parenchyme sacrifié qui montre aussi quelques recloisonnements méristématiques et qui, formée de deux ou trois assises dans la région externe du pétiole, diminue d'épaisseur en se rapprochant des faisceaux foliaires et finit par manquer complètement dans le parenchyme cortical interne où la couche séparatrice est en contact immédiat avec la lame de cicatrisation (*cs*, fig. 48).

La couche séparatrice diminue elle-même d'épaisseur de l'extérieur vers l'intérieur du coussinet. Elle est, dans cette dernière région, réduite à deux et même à une seule assise de cellules.

Les recloisonnements que nous avons signalés dans les couches cicatricielles et dans le tissu sacrifié ne se rencontrent pas qu'à ces deux niveaux ; on en aperçoit encore quelques-uns dans la couche séparatrice et même dans la région lignifiée sus-cicatricielle qui est, dans cette espèce, peu épaisse et peu lignifiée.

Dans toute la base du pétiole, et dès avant la chute de la feuille, il existe de nombreux thylles à l'intérieur des vaisseaux, surtout dans ceux du bois primaire. Déjà même certains vaisseaux secondaires possèdent à leur intérieur de la lignine gommeuse au niveau des couches de cicatrisation et même plus haut dans le pétiole. Enfin, presque toujours, une grande partie des faisceaux libéro-ligneux a déjà été envahie par la ligno-subérisation mais, jamais avant la défoliation, ils ne sont entamés par le liège cicatriciel.

De même que chez le *Forsythia suspensa*, c'est longtemps avant la chute de la feuille que se forme la double lame de cicatrisation. Les recloisonnements dans la portion du coussinet qui en deviendra la partie ligno-subéreuse apparaissent, vers le milieu d'août, presqu'en même temps dans toute la largeur du coussinet et d'abord à la base de la lame. De même que chez le *Morus nigra* et le *Paulownia imperialis*, la division des cellules de cette couche n'est ni précédée ni suivie d'aucun accroissement intercalaire.

Vers la fin d'août, la ligno-subérisation des éléments fait son apparition dans la région externe du coussinet, puis se propage rapidement à travers tout l'organe en ne respectant que les faisceaux. Contrairement à ce qui se passe chez le *Forsythia suspensa*, la portion subéreuse

secondaire de la double lame de cicatrisation n'attend pas, pour se former, l'achèvement complet de la portion ligno-subéreuse ; sa zone génératrice s'établit en effet, au-dessous de cette dernière, à mesure que s'y produit la ligno-subérisation. Dès la fin de septembre, la couche cicatricielle est entièrement formée, telle qu'elle se présente au moment de la chute, à cela près qu'elle laisse encore à ce moment les faisceaux intacts.

Ce n'est, en général, que vers la fin d'octobre que se produit la défoliation. Quelque temps avant cette époque, les thylles prolifèrent dans les vaisseaux en même temps que la ligno-subérisation envahit les éléments parenchymateux des faisceaux.

La couche séparatrice est, nous l'avons déjà fait remarquer, en partie d'origine méristématique. Le décollement se produit à son intérieur comme chez l'*Amorpha fruticosa ;* toutefois, dans la portion la plus interne du coussinet, *là où elle n'est composée souvent que d'une seule assise de cellules*, il y a, lors du détachement de la feuille, *rupture des parois longitudinales* à la façon de ce que nous avons signalé chez l'*Aristolochia Sipho*.

Les cellules mâclifères à oxalate de calcium sont nombreuses, à la base du pétiole, dans le parenchyme où s'établit la couche de cicatrisation. Ces cellules qui, au moment de la différenciation des tissus cicatriciels contenaient encore des traces de protoplasme, ne se recloisonnent cependant pas comme leurs voisines, mais elles se ligno-subérisent comme elles. Chacune d'elles présente ensuite, en effet, des parois lignifiées et, à son intérieur, une mince pellicule subéreues qui tapisse non seulement la surface interne de la paroi cellulaire, mais aussi *la mince membrane enveloppante de la mâcle et les ponts qui relient cette membrane aux parois de la cellule cristallifère* (*ev*, fig.50).

Après la chute de la feuille, la cicatrice foliaire présente trois cicatricules fasciculaires en relief. La ligno-subérisation des éléments parenchymateux des faisceaux, qui était déjà commencée avant la défoliation, s'achève après cette dernière et s'étend bien au-dessous des couches de cicatrisation (la ligne ponctuée *H*, fig. 48, indique la limite de cette différenciation). La lignine gommeuse continue de se déposer dans les vaisseaux là où il n'y a pas de thylles, mais c'est surtout par ces derniers que s'accomplit la cicatrisation de l'appareil vasculaire.

Quant à la lame de liège cicatriciel, elle avait cessé de s'épaissir dès avant la chute de la feuille ; en outre, elle ne traverse jamais les faisceaux pendant la première année.

Les transformations qui s'opèrent dans les coussinets foliaires, pendant la seconde année, sont les mêmes que chez le *Forsythia*, avec cette différence toutefois, que le liège est ici moins épais dans la traversée des tissus libéro-ligneux et que, la direction générale de ce liège étant oblique sur celle des faisceaux, leur portion comprise à l'intérieur de la lame ligno-subéreuse ne reste pas, comme chez le *Kœlreuteria*, dans le prolongement de leur portion inférieure.

10me TYPE. — *Spiræa opulifolia* L.

Ce qui caractérise surtout le type *Spiræa opulifolia*, c'est une disposition spéciale du tissu de cicatrisation dont la cause réside dans ce fait que le périderme s'y établit profondément à l'intérieur de la tige et du coussinet foliaire, au contact même du liber.

Si on examine des coupes longitudinales et transversales de la base du pétiole, alors que le périderme de la tige est déjà bien développé, c'est-à-dire vers la fin de l'été et, par conséquent, bien avant la chute de la feuille, on remarque la disposition suivante. Au lieu d'être superficiel comme dans les cas précédents et de former à la base du pétiole une seule large ouverture par laquelle passent la majorité des tissus qui sortent dans la feuille, le périderme caulinaire est profondément situé au dos du liber et possède trois ouvertures très réduites à travers lesquelles passent uniquement les trois faisceaux foliaires. Les bords de ces ouvertures se prolongent même vers le haut, contre la surface des faisceaux, en formant autour de chacun d'eux un manchon péridermique d'une certaine longueur (*mp*, fig. 51 et 52) (1).

D'ailleurs, si on excepte cette disposition du périderme à la base du pétiole, disposition qui, comme nous le verrons plus loin, modifie l'état définitif de la cicatrisation, les phénomènes qui précèdent la chute des

(1) Il est à noter que ce périderme, si profond dans la tige, s'éteint dans la base du bourgeon axillaire en y devenant superficiel (*B*, fig. 51).

feuilles se rapprochent de ceux que nous avons signalés chez le type *Paulownia imperialis*.

La couche séparatrice s'établit un peu au-dessus de la terminaison des manchons péridermiques circumfasciculaires (*cs*, fig. 51) et sa surface est irrégulière. Celle-ci est en effet sensiblement transversale dans le parenchyme cortical interne, tandis qu'elle traverse obliquement de haut en bas le parenchyme cortical externe.

Dans la couche séparatrice, l'action méristématique est très énergique, on y peut compter jusqu'à huit recloisonnements et quelquefois même davantage (*cs*, fig. 53). Au-dessous d'elle, dans le coussinet, la division cellulaire se produit également mais se montre peu intense, et, l'épaisseur du tissu sur lequel elle porte est assez faible. Au-dessus d'elle, dans la base du pétiole, contrairement à ce que nous avons vu chez le *Paulownia*, l'action méristématique se fait également sentir (*rs*, fig. 53) jusqu'à une distance beaucoup plus considérable qu'au-dessous et en diminuant d'intensité de la couche séparatrice vers le haut. Ultérieurement et avant la chute de la feuille, cette épaisse portion recloisonnée du pétiole, au-dessus de la surface de déhiscence, subit une lignification comparable à celle que nous avons signalée, mais toujours sur une faible épaisseur, dans quelques types précédents. La cicatrisation de la plaie, qui s'opère après la chute de la feuille, est très incomplète. Il ne se produit en effet, dans le coussinet, aucune ligno-subérisation du parenchyme cortical qui, d'ailleurs, est presqu'à tous les niveaux extérieur au périderme. Ce sont les restes de l'épaisse couche séparatrice, ainsi que le tissu d'origine méristématique sous-jacent qui, en s'aplatissant plus ou moins à la surface du coussinet, forment sa seule protection.

Pendant la première année, le système fasciculaire, protégé extérieurement par les manchons péridermiques, reste, par sa surface de rupture, plus ou moins soumis à l'action des agents extérieurs, car, il ne s'y produit que rarement une très faible ligno-subérisation des éléments et un dépôt de lignine gommeuse dans les vaisseaux ; ces deux sortes de modifications se produisent d'ailleurs, non pas au voisinage immédiat de la blessure, mais à la base des manchons.

Pendant la seconde année, c'est seulement à travers les faisceaux que se différencie le liège cicatriciel ; il s'établit, au-dessous de leur région plus ou moins ligno-subérisée (*lic*, fig. 54), et sa zone généra-

trice se raccorde avec celle du périderme de la tige. A partir de ce moment la zone génératrice des manchons périfasciculaires cesse de fonctionner (1).

Ce type se distingue donc surtout des précédents en ce que, au-dessous de la blessure, il ne se différencie pas de liège cicatriciel à travers le parenchyme cortical. La plante emploie en effet, dans le coussinet foliaire, le même procédé de protection que dans la tige puisque, de même que dans ce dernier organe, elle sacrifie tout le parenchyme cortical et ne protège par du périderme que le cylindre central, ou du moins, les faisceaux qui en sont le prolongement. C'est pour ce motif que, pendant la seconde année, elle ne cicatrise effectivement que ces derniers.

11me TYPE. — *Hamamelis virginiana* L.

Dans tous les types précédents, nous nous sommes uniquement préoccupé des moyens de cicatrisation qui se sont produits par rapport à la blessure même résultant de la chute de la feuille. Le type *Hamamelis virginiana* sera caractérisé par la formation d'une nouvelle surface de déhiscence en arrière de la première, phénomène auquel nous avons donné le nom de *rafraîchissement de cicatrisation* (2). Nous montrerons en outre que c'est à ce type qu'il convient de rattacher le cas des *feuilles marcescentes*.

Pour tout ce qui n'est pas relatif au rafraîchissement de cicatrisation, l'*Hamamelis virginiana* se rapporte facilement au type *Kœlreuteria* avec les modifications suivantes.

La couche séparatrice dérive d'une seule assise qui se recloisonne en moyenne deux ou trois fois dans la région dorsale du pétiole et une seule fois dans sa région interne. Elle est par suite formée de trois

(1) Bien qu'ils ne se rapportent pas absolument à la cicatrisation du coussinet, nous croyons devoir signaler les faits suivants : lorsque le bourgeon axillaire avorte et meurt, il s'établit au-dessous de lui un périderme qui se raccorde, d'une part, avec le liège cicatriciel des faisceaux foliaires et, d'autre part, avec le périderme de l'entre-nœud supérieur de la tige.

Dans le cas contraire, soit que le bourgeon reste dormant, soit qu'il fournisse une pousse, on voit se développer un périderme profond en arrière du périderme superficiel du bourgeon. C'est alors ce périderme profond qui se raccorde au liège cicatriciel des faisceaux foliaires (*Po*, fig. 54).

(2) Tison (A.), *Sur la chute des feuilles et la cicatrisation de la plaie*, C. R. de l'Acad. d. Sc., 19 juin 1899.

ou quatre assises de nouvelles cellules dans la première et de deux assises seulement dans la seconde. Il est rare que le périderme de la tige remonte le long du coussinet jusqu'à la surface de détachement et presque toujours, au niveau de la couche séparatrice, l'épiderme se recloisonne comme le parenchyme cortical. Ces recloisonnements, au nombre de un ou rarement de deux, portent sur un seul ou sur deux rangs de cellules épidermiques suivant leur plus ou moins grande taille.

Il se produit, comme chez le *Kœlreuteria,* une lignification des tissus du pétiole au-dessus de la couche séparatrice, mais elle est peu accentuée (*rs*, fig. 55).

La cicatrisation des tissus du coussinet, pendant la première année, rappelle entièrement celle du *Kœlreuteria ;* elle forme une lame qui est de même ligno-subéreuse à la base et seulement ligneuse près de sa face supérieure. Notons que, par deux fois, nous avons observé dans les faisceaux un thylle passant d'un vaisseau dans l'autre (*th*, fig. 56).

Les modifications qui se produisent dans les coussinets foliaires, pendant la seconde année, sont beaucoup plus complexes que celles que nous avons vues jusqu'alors et ce sont elles qui caractérisent ce type.

Rafraîchissement de cicatrisation. — Vers la fin de février pour quelques-uns des coussinets foliaires, au mois de mars pour le plus grand nombre, il se produit, au-dessous de la lame de cicatrisation de première année (couche ligno-subéreuse) une suite de modifications amenant la constitution d'une nouvelle couche séparatrice. Celle-ci, analogue à celle qui avait provoqué, l'année précédente, la chute automnale de la feuille, mais en différant toutefois en ce qu'elle n'est pas précédée d'un recloisonnement méristématique, ressemble, par suite, à la couche séparatrice automnale du type *Amorpha fruticosa*.

La nouvelle surface de déhiscence est parallèle à la surface de la cicatrice et se trouve placée un peu au-dessus de l'angle axillaire du coussinet. Elle s'établit, non pas au contact de la lame ligno-subéreuse, mais un peu au-dessous, laissant entre elle et cette dernière une mince lame de parenchyme. Formée par trois ou quatre assises de cellules dans la région dorsale du coussinet, la nouvelle couche séparatrice

diminue graduellement d'épaisseur vers l'intérieur et cesse même habituellement d'exister à une courte distance de son bord axillaire.

A l'intérieur de cette couche, il se produit un décollement des cellules de la même façon qu'à l'intérieur de la couche séparatrice automnale du type *Amorpha*. Les différentes phases du phénomène y sont même bien plus faciles à observer, car elles se produisent très lentement, contrairement à ce qui se passe pour la chute des feuilles.

C'est au voisinage du liber du système libéro-ligneux foliaire que la nouvelle couche séparatrice commence à se différencier. Elle s'étend de ce point à travers les faisceaux aux dépens de leurs éléments parenchymateux et à travers le reste du coussinet ; c'est en suivant la même progression que le décollement se produit à son intérieur. Dans les cellules épidermiques les mêmes modifications s'effectuent, aux dépens des portions cellulosiques de leur paroi, après rupture de la cuticule.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer plus haut, toutes ces transformations s'accomplissent lentement. L'accroissement longitudinal des cellules décollées de la couche séparatrice ne se fait ordinairement que vers la fin du mois de mars. Il a pour effet d'écarter progressivement la lame de cicatrisation primitive du reste du coussinet en brisant les vaisseaux et les tubes criblés ; toutefois, la dite lame étant retenue par la mince région interne non traversée par la couche séparatrice, ne se détache pas de suite. Aussi voit-on à cette époque (fig. 57) des sortes de petits clapets, soulevés à la façon d'un couvercle, au-dessus des coussinets foliaires et retenus seulement par leur portion interne. Une légère pression du doigt provoque immédiatement leur chute.

Ordinairement celle-ci s'accomplit peu à peu sous l'influence des agents extérieurs (chocs, changements de température, dessiccation, etc.). En effet, la structure des clapets n'est pas homogène : ils sont cellulosiques à leur partie supérieure et ligno-subéreux à leur base, aussi la dessiccation, agissant inégalement sur chacun de leurs tissus, les fait recourber légèrement vers le haut et élargit plus ou moins leur fente de détachement. Dans tous les cas ils sont, dès le mois d'avril, tous écartés plus ou moins de leur coussinet auquel ils n'adhèrent plus que faiblement par leur bord interne. Au mois de mai, beaucoup subsistent encore, quelques uns même plus tard.

Dès que le clapet se soulève, les cellules de la couche séparatrice

qui sont demeurées à la surface du reste du coussinet s'aplatissent sur lui.

La formation et le détachement du clapet ont pour conséquence la disparition de la première couche cicatricielle et la mise à nu des tissus du coussinet foliaire à un niveau plus rapproché de son insertion. Cette nouvelle blessure se cicatrise à mesure qu'elle se produit, d'abord, par la différenciation d'une couche ligno-subéreuse composée des deux ou trois assises voisines de la nouvelle surface, puis, au-dessous d'elle, par l'établissement d'un liège qui formera la cicatrisation définitive. Ce liège traverse les faisceaux et possède une épaisseur de sept à dix assises de cellules à la fin de la seconde année.

Feuilles marcescentes. — Tout ce que nous venons d'exposer relativement à l'*Hamamelis virginiana*, concerne les feuilles tombant à l'automne et leurs coussinets, mais, dans cette même espèce, beaucoup de feuilles, dites *marcescentes*, restent attachées à l'arbre après leur mort jusqu'au commencement de l'année suivante (1). Nous allons maintenant étudier les particularités anatomiques qui sont en rapport avec cette marcescence.

A l'époque de la chute des feuilles caduques, la base de celles qui seront marcescentes ne montre pas les recloisonnements desquels résulte habituellement la couche séparatrice automnale. On y remarque cependant quelquefois, dans le parenchyme cortical, et au même niveau, de petites plages de cellules mucilagineuses à l'intérieur desquelles peut exister un décollement partiel (cs_1, fig. 58).

Plus ou moins tardivement, à mesure que la mauvaise saison ralentit la vitalité de ces feuilles, il se produit des thylles dans les vaisseaux de leur système libéro-ligneux de même que dans ceux des feuilles caduques.

Ultérieurement, après la chute de ces dernières, il se différencie à la base des feuilles marcescentes, et à mesure qu'elles meurent, une lame primaire de cicatrisation semblable à celle que nous avons décrite dans le coussinet des feuilles tombées, c'est-à-dire ligno-subé-

(1) Les feuilles marcescentes sont généralement les dernières formées, c'est-à-dire celles qui sont insérées sur les courtes pousses tardives et qui n'ont pas terminé leur cycle vital au moment des premiers froids par lesquels elles sont tuées.

reuse à la base seulement et uniquement ligneuse à sa partie supérieure (*ss*, fig. 58). Toutefois elle y est moins importante et elle l'est d'autant moins que la feuille meurt plus tardivement.

La feuille marcescente et son coussinet restent en cet état jusqu'au printemps de l'année suivante. La feuille se dessèche de plus en plus et son pétiole se flétrit(1) jusqu'au niveau de la couche de cicatrisation dont la nature, en partie ligneuse, empêche toute déformation.

Puis au commencement de la seconde année, à l'époque où se produit dans les coussinets des feuilles caduques la nouvelle couche séparatrice provoquant le rafraîchissement de cicatrisation, il s'en forme une semblable et au même niveau (cs_2, fig. 58). Cette couche séparatrice enlève, du même coup, la lame de cicatrisation et la feuille morte. La chute de cette feuille se fait beaucoup plus régulièrement et plus tôt que le rafraîchissement de cicatrisation dans les coussinets des feuilles caduques ; son époque moyenne est le commencement d'avril. Le mécanisme de la couche séparatrice est, en effet, aidé par l'action du poids de la feuille et surtout par celle du vent.

En arrière de la surface mise à nu par cette chute, il se produit des couches de cicatrisation semblables à celles qui se forment dans les coussinets des feuilles caduques après le rafraîchissement de cicatrisation.

Il résulte donc que, au point de vue des modifications anatomiques qui s'effectuent dans le coussinet foliaire, *les feuilles marcescentes de l'*Hamamelis virginiana *ne diffèrent réellement des feuilles caduques de la même espèce que par l'absence ou le développement incomplet de la couche séparatrice automnale.*

Résumé des types choisis

Dans tous les types, sauf chez l'*Aristolochia Sipho,* la couche séparatrice se compose à peu près toujours de plusieurs assises cellulaires et le détachement se produit *par dissolution* des couches moyennes des parois dans sa région supérieure. Chez l'*Aristolochia Sipho* elle n'est formée que d'une seule assise dont les cellules s'allongent, puis

1) Dans les coupes, cette portion flétrie du pétiole reprend son volume normal au contact de l'eau.

se rompent, et il y a lieu de remarquer que le même mode de déhiscence se retrouve dans la région interne du coussinet de l'*Alnus glutinosa*, là où la couche séparatrice n'est souvent composée que d'une seule assise.

Dans la plupart des types, il se différencie une couche lignifiée susscicatricielle au-dessus et contre la surface de déhiscence, à la base de la portion de la feuille qui va tomber.

Les modifications qui apparaissent dans les tissus, au-dessous de la couche séparatrice, sont : 1° quelquefois le recloisonnement en tous sens d'une partie des tissus ; 2° la formation d'une lame ligno-subéreuse aux dépens de tissus primaires ayant subi ou non un recloisonnement préalable ; 3° la formation d'un liège secondaire sous-jacent. Lorsque les deux dernières de ces modifications se produisent avant la chute de la feuille, elles ne portent à peu près que sur les tissus non libéro-ligneux et respectent toujours en grande partie ces derniers. Ceux-ci ne sont envahis qu'ultérieurement par la ligno-subérisation, puis traversés par le liège.

Entre la lame ligno-subéreuse et la couche séparatrice, il peut exister plusieurs assises de parenchyme sacrifié resté cellulosique.

La lame de liège secondaire finit toujours par se raccorder au périderme de la tige et par boucher ainsi complètement l'ouverture à travers laquelle sortaient les tissus de la feuille. Elle existe dans tous les types et se montre comme constituant la cicatrisation définitive.

Dans les trois premiers types (*Aristolochia Sipho*, *Amorpha fruticosa* et *Kœlreuteria paniculata*) il ne se produit, avant la défoliation, aucune modification de tissu au-dessous de la couche séparatrice et seulement une lignification d'une faible épaisseur des tissus au-dessus d'elle. Après la chute de la feuille une lame ligno-subéreuse se différencie dans le coussinet dès la première année ; elle se double d'un liège pendant la deuxième. C'est par leur couche séparatrice que ces trois types diffèrent surtout entre eux ; celle du premier est formée par une seule assise ; celle du deuxième, par plusieurs assises primaires non recloisonnées ; celle du troisième est d'origine méristématique. Le quatrième type (*Paulownia imperialis*) ressemble au troisième sauf que l'action méristématique se fait sentir, non seulement dans la couche séparatrice, mais aussi dans le parenchyme sous-jacent du coussinet.

Dans les cinq types suivants, la cicatrisation est toujours plus ou

moins complètement effectuée avant la défoliation : par une lame ligno-subéreuse d'origine primaire, chez le *Diospyros virginiana ;* par une couche semblable d'origine méristématique, c'est-à-dire formée aux dépens du tissu primaire préalablement recloisonné en tous sens, chez le *Morus nigra ;* surtout par un liège d'origine secondaire, chez l'*Æsculus Hippocastanum :* par une couche ligno-subéreuse d'origine primaire doublée d'un liège, chez le *Forsythia suspensa ;* enfin, par une couche ligno-subéreuse méristématique doublée d'un liège chez l'*Alnus glutinosa,* qui est le type le plus complexe.

Ce qui caractérise le type *Spiræa opulifolia,* c'est que, par suite de la situation profonde du périderme dans la tige et dans le coussinet, le liège cicatriciel ne s'établit qu'à travers les faisceaux libéro-ligneux.

Quant au type *Hamamelis virginiana,* nous l'avons présenté spécialement pour deux raisons : 1° parce qu'il montre, pendant la seconde année, le rejet des premières couches cicatricielles par un procédé que nous avons décrit sous le nom de *rafraîchissement de cicatrisation ;* 2° parce qu'il possède des *feuilles marcescentes.* La persistance de ces dernières, pendant l'hiver, résulte de l'incomplet développement ou de l'absence totale de la couche séparatrice ordinaire ; leur chute, au printemps de la seconde année, se fait par un rafraîchissement de cicatrisation.

CHAPITRE II

Espèces se rapportant au type *Amorpha fruticosa* (1)

Nous rappelons que dans ce type la couche séparatrice est d'origine primaire et qu'elle est constituée par deux ou trois assises entre lesquelles le décollement se produit à la suite de la dissolution des couches médianes intercellulaires. Aucune trace de cicatrisation ne se montre dans le coussinet à l'époque de la défoliation. Ultérieurement, à la fin de la première année, il se forme une lame ligno-subéreuse primaire, puis, pendant la deuxième, un liège secondaire sous-jacent.

Espèces rapportées à ce type : *Benzoin odoriferum*, *Planera Richardi*, *Hippophaë rhamnoïdes*, *Coronilla Emerus*, *Cratægus monogyna*, *Pyrus communis*, *Mespilus germanica*, *Castanea vulgaris*.

Benzoin odoriferum Nees d'Es.

Le *Benzoin odoriferum* diffère de l'*Amorpha* en ce que la cicatrisation des vaisseaux s'y fait presqu'entièrement par des thylles développés avant la chute de la feuille, rappelant ceux de l'*Aristolochia Sipho*, mais dont les parois sont plus épaisses que celles de leurs cellules

(1) Si nous abordons de suite l'étude des espèces se rapportant à ce deuxième type, c'est que nous n'avons trouvé chez aucune autre plante les particularités qui caractérisent la couche séparatrice de l'*Aristolochia Sipho*, c'est-à-dire sa constitution par *une seule assise dans toute son étendue* et la déhiscence de la feuille par *rupture des parois* dans toutes les cellules de cette assise. Les plantes ligneuses qui présentent un semblable mode de détachement des feuilles sont probablement rares. Nous avons, toutefois, déjà montré que des faits semblables peuvent se produire partiellement chez *Alnus glutinosa;* nous en montrerons encore chez le *Rhus Cotinus*. Nous verrons en outre, dans la suite de ce travail, qu'il existe des détachements de feuilles marcescentes et des rafraîchissements de cicatrisation dûs à des procédés analogues.

formatrices. Au-dessous de la lame ligno-subéreuse et, même avant la chute de la feuille, ces thylles, non seulement s'épaississent, mais se lignifient fortement ; ils présentent de nombreuses ponctuations correspondant aux ornementations des vaisseaux qui les contiennent. Il en est de même pour leurs cellules formatrices.

La couche cicatricielle primaire n'est pas aussi homogène que chez l'*Amorpha ;* elle est uniquement lignifiée dans sa moitié supérieure et ligno-subéreuse seulement dans l'autre partie, encore cette ligno-subérisation ne s'y produit-elle pas dans toutes les cellules, quelques-unes d'entre elles, de place en place, ne faisant que se lignifier.

Le liège secondaire se produit au contact du tissu précédent et il traverse les faisceaux par le même procédé que chez l'*Aristolochia Sipho.* Il est très épais et, de même que dans le périderme de la tige avec lequel il se raccorde, les cellules de son assise la plus voisine de la zone génératrice possèdent un épaississement subéreux très accentué de leur paroi externe. Le phelloderme correspondant à ce liège est moins épais que celui de la tige.

Le parenchyme cortical du coussinet renferme de très nombreuses cellules sécrétrices. De même que dans le reste de la plante elles sont doublées intérieurement, au moment de la défoliation, d'une mince couche subéreuse ; mais elles ne subissent aucune autre modification au niveau des couches cicatricielles.

Hippophaë rhamnoïdes L.

Le pétiole de cette espèce présente à sa base une articulation marquée par un sillon circulaire plus accentué sur sa face externe (fig. 59).

En section longitudinale, les tissus de cette articulation montrent, de même que chez le *Diospyros virginiana*, une région de cellules très petites, mais il y a passage graduel quoique assez rapide de cette région aux tissus du pétiole et à ceux du coussinet. D'autre part, l'étranglement du pétiole se fait à peine sentir sur les faisceaux foliaires. Le périderme de la tige, qui est très épais, s'éteint brusquement au niveau de l'articulation.

C'est aux dépens des petites cellules de cette dernière, mais un peu au-dessus du fond du sillon, que se forme la couche séparatrice (*cs*, fig. 59). Celle-ci présente une surface un peu concave vers le cous

sinet dans le parenchyme cortical et concave vers le pétiole dans la traversée des faisceaux. Sa constitution et son mode de fonctionnement sont, d'ailleurs, les mêmes que chez l'*Amorpha fruticosa*.

La lignification des tissus du pétiole, au-dessus et contre la couche séparatrice, est très accentuée. Elle porte en moyenne sur quatre à six rangs de cellules et remonte même beaucoup plus haut le long des faisceaux sans les traverser (*rs*, fig. 59).

La couche ligno-subéreuse s'étend jusqu'au contact immédiat des débris de la couche séparatrice et, d'autre part, descend plus bas à l'intérieur des faisceaux que dans le parenchyme cortical.

C'est également la lignine gommeuse qui ferme la cavité des vaisseaux, mais au niveau de la couche de cicatrisation seulement. Le dépôt de cette matière commence à se faire dans les vaisseaux voisins des trachées et avant la chute de la feuille.

Cratægus monogyna Jacq.

Le pétiole de cette espèce présente, comme celui de l'*Hippophaë*, une articulation à sa base ; les faisceaux y sont réduits d'environ un tiers de leur volume. La couche séparatrice s'établit de même un peu au-dessus du fond du sillon ; mais elle est concave vers le coussinet, au niveau des faisceaux, et concave vers le pétiole, dans le parenchyme cortical. Quelques-unes de ses cellules présentent parfois une cloison transversale, mais ce fait est rare et la presque totalité de la couche est comme celle du type *Amorpha* d'origine primaire.

A part ces quelques modifications et la moindre épaisseur de la couche lignifiée sus-cicatricielle, tout se passe comme chez l'*Hippophaë*.

Castanea vulgaris Lam.

Les caractères généraux sont ceux de l'*Amorpha*, mais les vaisseaux sont obstrués par des thylles dès avant la chute de la feuille. La lignine gommeuse, qui apparaît après cette dernière, peut aussi se retrouver jusque dans le système libéro-ligneux de la tige, mais dans les vaisseaux secondaires seulement.

Le liège cicatriciel qui se développe pendant la seconde année au-

dessous et contre la couche ligno-subéreuse, traverse les faisceaux de la même façon que chez l'*Aristolochia Sipho*.

Les cellules cristallifères sont abondantes à la base de la feuille ; au niveau des couches de cicatrisation quelques-unes lignifient seulement leurs parois, mais le plus grand nombre subit la différenciation ligno-subéreuse comme les autres cellules du parenchyme, et la pellicule subéreuse interne y présente la disposition que nous avons indiquée et figurée pour l'*Alnus glutinosa* (*sub*, fig. 50).

Coronilla Emerus L.

Le pétiole du *Coronilla Emerus* présente une articulation comme celui de l'*Hippophaë rhamnoïdes*. C'est aussi aux dépens des cellules de cette articulation, mais au niveau de sa portion la plus rétrécie, que se constitue la couche séparatrice. De même aussi la couche ligno-subéreuse, peu épaisse, se trouve immédiatement au contact de la couche séparatrice.

Le liège cicatriciel débute aux environs des faisceaux et, c'est de ce point qu'il se propage à travers tous les tissus. En outre, comme pendant la seconde année il n'existe pas encore de périderme sur la tige, ce liège s'éteint graduellement au-dessous de l'épiderme du coussinet en s'infléchissant un peu vers le bas.

Planera Richardi Michx

La base de la feuille de cette plante possède également, un peu au-dessus de son insertion, une articulation au niveau de laquelle les faisceaux ne diminuent que peu de volume.

Les variations du type normal, dans la base du pétiole, sont les mêmes que chez l'*Hippophaë*.

Les cellules cristallifères, qui sont très nombreuses dans le parenchyme cortical de la tige et du pétiole, manquent presque totalement au niveau de l'articulation de ce dernier ; celles qui sont comprises à l'intérieur de la couche de cicatrisation ne font que lignifier leurs parois.

Pyrus communis L.

Le *Pyrus communis* se rapproche des deux dernières espèces.

Il se distingue de tous les individus précédents que nous avons rapportés au type *Amorpha* par ce fait que souvent, dans les coussinets de la base des pousses, c'est déjà la première année, après la chute de la feuille, que le liège cicatriciel apparaît au-dessous de la couche ligno-subéreuse ; il se raccorde alors avec le périderme du coussinet sur tout son pourtour et traverse quelquefois les faisceaux eux-mêmes avant l'hiver ; ceci d'ailleurs par le même procédé que chez l'*Amorpha*. Son épaisseur varie entre une et trois assises de cellules toujours à parois minces et différentes en cela de celles du périderme de la tige qui possèdent de forts épaississements subéreux sur leurs parois externes. Pendant la seconde année, sa zone génératrice recommençant à fonctionner continue à l'épaissir. Dans les coussinets du sommet des pousses, ce tissu ne se développe que pendant la seconde année. Toujours ce liège de seconde année présente l'épaississement subéreux qui caractérise le périderme de la tige.

Mespilus germanica L.

Cette espèce diffère peu de l'*Amorpha fruticosa*, cependant, de même que chez le *Pyrus* précédent, il s'y développe souvent, avant le premier hiver, un liège peu épais et à parois très minces, au-dessous et contre la couche ligno-subéreuse; mais, de même aussi, c'est seulement dans les coussinets de la base des pousses qu'il en est ainsi. Ce n'est également que pendant la seconde année qu'il y a formation d'un liège définitif histologiquement semblable au périderme de la tige, c'est-à-dire à épaississement subéreux sur la moitié externe de ses parois cellulaires et à épaississement scléreux avec ponctuations sur l'autre moitié. L'épaississement subéreux y augmente aussi d'importance au voisinage de la zone génératrice, tandis que l'épaississement scléreux diminue au contraire d'épaisseur.

En section transversale les parois longitudinales de ce liège parais-

sent souvent très sinueuses, rappelant un peu celle de beaucoup d'épidermes de feuilles vus de face.

Evonymus europæus L.

Ce cas n'est pas entièrement comparable au type *Amorpha ;* il présente quelques rapports avec le type *Diospyros* en ce sens que, quelquefois, la cicatrisation de la plaie est commencée avant la chute de la feuille. Mais la ligno-subérisation des éléments du coussinet, quand elle existe déjà au moment de la défoliation, ne porte que sur quelques assises voisines de la couche séparatrice et surtout dans la région externe du parenchyme cortical ; le plus souvent même elle n'existe que dans cette région. Après la chute, la ligno-subérisation s'étend de la couche séparatrice vers la base du coussinet et atteint une grande épaisseur. Le liège cicatriciel apparaît seulement pendant la seconde année.

Dans cette espèce, la couche lignifiée sus-cicatricielle est peu épaisse et peu lignifiée.

CHAPITRE III

Espèces se rapportant au type *Kœlreuteria paniculata*

Rappelons que le type *Kœlreuteria* se distingue du type *Amorpha* par la présence de recloisonnements cellulaires dans les assises qui formeront la couche séparatrice et que le décollement qui, à son intérieur se produit entre les deux assises supérieures, est précédé de l'accroissement longitudinal de toutes les cellules de cette couche et, par suite, de son épaississement. En outre la cicatrisation de la plaie par lignification et subérisation s'opère seulement après la chute de la feuille, ainsi que chez l'*Amorpha*.

Parmi les plantes présentant des modifications semblables à celles du *Kœlreuteria paniculata,* nous citerons : *Paliurus aculeatus*, *Celtis occidentalis*, *Staphylea trifoliata*, *St. pinnata*, *Carpinus Betulus*, *Quercus hispanica*, *Q. pedunculata*, *Sorbus Aria*, *S. hybrida*, *S. aucuparia*, *Cotoneaster melanocarpa*.

Toutefois, nous ne décrirons ici que les deux premières espèces, et nous renverrons l'étude des autres au type *Hamamelis virginiana* duquel elles se rapprochent également, soit par l'existence d'un rafraîchissement de cicatrisation, soit par la présence de feuilles marcescentes, soit par les deux à la fois.

Celtis occidentalis L.

Le pétiole de cette espèce possède à sa base, comme celui de l'*Amorpha fruticosa*, un renflement localisé sur sa face interne (*P*, fig. 60).

Contre le liber scléreux de la tige et du pétiole et en dehors de lui, il existe un tissu presque entièrement cristallifère qui est surtout bien développé dans la tige et le coussinet. Dans la tige, ce tissu présente des parois très épaissies, fortement lignifiées et à ponctuations nombreuses. Les membranes enveloppantes des cristaux et les rares ponts qui les relient à la paroi des cellules cristallifères, sont également fortement épaissis, lignifiés et ponctués, de sorte que les cavités cellulaires de ce tissu sont extrêmement réduites et que les cristaux y paraissent empâtés dans une masse lignifiée. Dans le pétiole, des lignifications analogues se produisent encore de place en place, mais elles portent seulement sur quelques cellules. Enfin, et c'est là le point important que nous voulons noter, toujours la lignification de ce tissu cesse, de même que celle du liber scléreux, au niveau où se formeront la couche séparatrice et la lame de cicatrisation (*crs,* fig. 60). Dans cette région, les diverses parois du dit tissu sont, il est vrai, toujours assez épaisses, mais entièrement cellulosiques.

Chez le *Celtis occidentalis* la préparation à la chute de la feuille ne produit pas de lignification dans la base du pétiole au-dessus de la couche séparatrice. Dans le coussinet, les nombreuses cellules cristallifères qui se trouvent comprises à l'intérieur de la couche ligno-subéreuse, ne présentent pas de pellicule subéreuse interne.

Dans beaucoup de coussinets, le liège cicatriciel est accompagné d'un phelloderme qui est surtout bien développé au niveau de rupture des faisceaux et dans la portion interne du coussinet où son épaisseur peut atteindre cinq ou six assises de cellules. Presque toutes ses cellules deviennent cristallifères et scléreuses (*ph,* fig. 61), surtout dans sa région la plus épaisse.

Paliurus aculeatus Lamk.

Les particularités du *P. aculeatus*, comparé au *Kœlreuteria paniculata*, sont les suivantes :

De même que chez le *Spiræa opulifolia,* il s'y produit une lignification très prononcée des éléments du pétiole (*rs*, fig. 62) au-dessus de la couche séparatrice, lignification qui porte sur une épaisseur moyenne de dix à quinze assises de cellules.

Le pétiole et le coussinet présentent de larges éléments qui nous ont paru être des cellules secrétrices (*E*, fig. 62) et qui se trouvent parfois au niveau de la couche séparatrice. Celle-ci les contourne alors inférieurement et établit ses recloisonnements dans les éléments qui les bordent (*cs*, fig. 62). Il arrive ensuite quelquefois que la portion de la couche séparatrice, ainsi formée, prolifère légèrement à l'intérieur de la grande cellule sécrétrice en repoussant sa paroi devant elle ; mais, à l'époque de la défoliation, bien que la transformation mucilagineuse des parois se produise au-dessous de la glande, comme ailleurs, le dédoublement ne s'y effectue pas ; la continuité de la surface de déhiscence se produit alors en face de cette région, par rupture des parois latérales de la cellule sécrétrice.

Dans le coussinet, les modifications qui suivent la chute des feuilles sont les mêmes que chez le *Kœlreuteria paniculata ;* les vaisseaux y sont, toutefois, entièrement cicatrisés par la lignine gommeuse.

CHAPITRE IV

Espèces se rapportant au type *Paulownia imperialis*

Nous rappelons que ce type est caractérisé, comme le précédent, par la présence de recloisonnements et l'absence de cicatrisation dans la base de la feuille au moment de sa chute. Il s'en distingue par ce fait que l'action méristématique ne porte pas seulement sur la couche séparatrice, mais aussi sur une épaisseur plus ou moins considérable du coussinet au-dessous de cette couche.

Espèces rapportées à ce type : *Tilia europæa*, *Corylus Avellana*, *Broussonetia papyrifera*, *Periploca græca*, *Ficus Carica*, *Evonymus latifolius*.

Tilia europæa L.

Les recloisonnements de la région méristématique sont beaucoup moins nombreux que chez le *Paulownia*. On en compte un ou deux seulement par cellule dans la couche séparatrice et le plus souvent un seul dans le parenchyme situé au-dessous d'elle. La portion du coussinet sur laquelle portent ces recloisonnements est d'ailleurs en majorité formée par de très nombreuses cellules mâclifères qui, elles, ne se recloisonnent pas.

Le *Tilia europæa* diffère aussi et surtout du *Paulownia* par ce fait qu'il y existe à la base du pétiole, au-dessus de la couche séparatrice, une région lignifiée presque aussi épaisse que celle du *Spiræa opulifolia*.

Parmi les nombreuses cellules mâclifères qui se trouvent comprises à l'intérieur de la couche ligno-subéreuse, un petit nombre se lignifient tandis que la majorité se ligno-subérisent de même que les autres cel-

lules du parenchyme, la pellicule subéreuse interne y présentant une disposition semblable à celle que nous avons figurée pour l'*Alnus glutinosa* (*sub,* fig. 50).

Le périderme n'existe pas encore pendant la seconde année à la périphérie de la tige et du coussinet du *T. europæa;* aussi, le liège cicatriciel qui se forme à cette époque, immédiatement au-dessous de la couche ligno-subéreuse, s'étend jusqu'à l'épiderme; dans la partie dorsale et latérale du coussinet, il s'incurve légèrement vers le bas par recloisonnement de l'épiderme lui-même. Ultérieurement le périderme de la tige, qui se formera dans l'assise sous-épidermique (1), se raccordera sur lui. A la fin de la seconde année, le liège cicatriciel est caractérisé par une grande épaisseur.

Poches sécrétrices. — Les poches sécrétrices, nombreuses dans le parenchyme cortical de la plante, surtout dans le pétiole, sont très rares dans la portion du coussinet où se produisent toutes les transformations que nous venons d'énumérer. Quand des appareils de cette sorte se trouvent compris à l'intérieur des couches ligno-subéreuses, ils ne subissent d'autre modification que la ligno-subérisation de leurs cellules épithéliales. Les couches séparatrices sont interrompues à leur niveau, tandis que le liège cicatriciel les contourne inférieurement.

Corylus Avellana L.

Chez cette espèce, de même que chez le *Tilia europæa,* le recloisonnement est peu intense dans le parenchyme situé au-dessous de la couche séparatrice. L'épiderme ne s'y recloisonne ni au niveau de cette dernière, ni plus bas.

La région lignifiée du pétiole, au-dessus de la surface de déhiscence, est très épaisse surtout dans la région interne de l'organe.

Après la chute, il se forme, comme dans l'espèce type, une couche ligno-subéreuse, mais cette couche se différencie, non-seulement aux dépens des tissus primaires du coussinet qui sont placés au-dessous

(1) Cette situation sous-épidermique du périderme de la tige a été signalée par Sanio (d'après Douliot, *Recherches sur le périderme,* Ann. d. Sc. nat. Bot., 7e série, T. X, 1889, p. 335). Personnellement, nous avons pu nous assurer que si, dans la majorité des cas, ce périderme est en effet sous-épidermique, il peut, de place en place, dériver de l'épiderme lui-même et par suite occuper la même position que les bords du liège cicatriciel.

de la couche méristématique, mais encore en empruntant cette dernière en presque totalité. La région la plus voisine de la surface de la blessure reste cellulosique.

La cicatrisation des vaisseaux se fait surtout par de la lignine gommeuse et, souvent, c'est *au-dessus de la couche séparatrice*, au niveau de la région lignifiée si épaisse du pétiole, que cette matière fait son apparition dès avant la chute de la feuille.

Les cellules cristallifères se lignifient lorsqu'elles se trouvent au niveau de la lame ligno-subéreuse.

Broussonetia papyrifera Willd.

Chez le *Broussonetia papyrifera*, l'action méristématique se fait énergiquement sentir à la base de la feuille dont les tissus présentent, pour la disposition des nouvelles cloisons, l'aspect de ceux du *Morus nigra* (*ss*, fig. 34); mais chez le *Broussonetia*, de même que dans le type *Paulownia imperialis* dont nous l'avons rapproché, cette région méristématique n'est encore que cellulosique au moment de la chute de la feuille. Par contre, il y existe une peu épaisse couche lignifiée sus-cicatricielle.

La ligno-subérisation se produit après la chute, non pas aux dépens du tissu primaire du coussinet au-dessous de sa région recloisonnée comme chez le *Paulownia*, mais entièrement aux dépens de cette dernière sans empiéter sur le tissu primaire sous-jacent.

De même que chez le *Morus nigra* le liège secondaire cicatriciel est souvent accompagné d'un phelloderme parenchymateux très épais.

L'occlusion des *laticifères rameux* de cette plante se fait identiquement de la même façon que chez le *Morus nigra*. Nous reportons le lecteur à l'étude détaillée que nous en avons faite dans cette espèce (pages 60 et suivantes).

Periploca græca L.

Chez cette plante, les recloisonnements sont surtout nombreux dans la couche séparatrice, où ils sont à peu près régulièrement orientés transversalement. Il existe au-dessus de cette couche une région lignifiée sus-cicatricielle peu épaisse.

De même que chez le *Broussonetia papyrifera*, c'est seulement aux

dépens de la région méristématique du coussinet que se différencie la lame ligno-subéreuse de cicatrisation.

Les *laticifères rameux* de cette espèce s'obstruent de la même façon que ceux du *Morus nigra,* mais, cependant, les cloisons en doigt de gant y sont beaucoup moins convexes. En outre leur obstruction reste souvent au premier stade de celle du *Morus nigra*, c'est-à-dire que seuls les deux bouchons de latex modifiés existent de chaque côté de la couche séparatrice, aucune cloison n'étant développée à leur contact.

Ficus Carica L.

Les modifications anatomiques qui s'effectuent dans la base de cette espèce sont les mêmes que chez le *Broussonetia papyrifera.* Assez souvent, avant la défoliation, la ligno-subérisation fait déjà son apparition au-dessous et contre la couche séparatrice, dans de petites plages situées au voisinage des laticifères. Cette ligno-subérisation ne gagne tout le reste de la couche méristématique qu'après la chute de la feuille.

La cicatrisation des *laticifères* se fait de la même façon que chez le *Morus nigra.*

Evonymus latifolius Scop.

Chez cette espèce la région méristématique est peu épaisse au-dessous de la couche séparatrice, elle ne porte ordinairement que sur trois ou quatre assises de cellules. De plus l'*E. latifolius* se rapproche beaucoup du type *Morus nigra* en ce sens que, si la cicatrisation ligno-subéreuse n'est pas, de même que chez lui, complète au moment de la chute, elle est du moins commencée dans la région externe du coussinet. Cette cicatrisation n'intéresse d'ailleurs, à cette époque, que la faible portion méristématique voisine de la couche séparatrice. C'est après la défoliation que se complète la cicatrisation de première année par extension de la ligno-subérisation vers le bas dans le tissu primaire du coussinet.

Les nombreuses cellules mâclifères qui existent au niveau de cette lame de cicatrisation, se ligno-subérisent comme les éléments du parenchyme voisin.

CHAPITRE V

Espèces se rapportant au type *Diospyros virginiana*

Nous rappelons que ce type se distingue des précédents par la présence, au-dessous de la couche séparatrice, d'une lame ligno-subéreuse déjà caractérisée au moment de la chute de la feuille. Cette lame est entièrement formée aux dépens du tissu primaire du coussinet sans qu'il se soit recloisonné au préalable.

Espèces rapportées à ce type : *Syringa Josikœa*, *S. persica*, *Xanthoxylon fraxineum*, *Ampelopsis hederacea*, *Negundo-fraxinifolium*, *Rhus Cotinus*, *Rhus Coriaria*.

Syringa Josikœa Jacq.

Le pétiole de cette espèce possède, comme celui du *Diospyros*, une articulation marquée par une couche de cellules très petites, limitant nettement l'extrémité supérieure du coussinet.

La formation de la lame de cicatrisation débute dans les mêmes régions que celle du *Diospyros* et elle progresse de même, mais elle apparaît un peu plus tard, vers la fin du mois d'août.

Syringa persica L.

Le *S. persica* se distingue seulement du précédent par une précocité moins grande de la différenciation ligno-subéreuse dans le coussinet. Cette dernière n'y apparaît que vers le milieu de septembre.

Xanthoxylon fraxineum Willd.

Cette espèce et les suivantes, que nous avons rattachées au type *Diospyros* à cause de l'état de la cicatrisation au moment de la défoliation, ne présentent pas toutefois, comme lui, d'articulation à la base de leur pétiole. De plus, le décollement des cellules, lors de la chute de la feuille, y est précédé de la formation d'un mucilage de même que chez l'*Amorpha fruticosa*.

Chez le *Xanthoxylon* le pétiole présente, au-dessus de son insertion, un renflement à la base duquel s'établit la couche séparatrice.

La surface de cette dernière (*cs*, fig. 63) forme une concavité circulaire dans le parenchyme cortical, tandis qu'elle se relève tout autour des faisceaux. Son tissu est constitué par une ou deux assises de cellules du coussinet ne différant pas comme taille de leurs voisines, mais qui, souvent, se sont au préalable recloisonnées une ou deux fois.

La limite supérieure de la lame ligno-subéreuse (*ss*, fig. 63) est sensiblement parallèle à la couche séparatrice, c'est-à-dire qu'elle forme également une concavité circulaire autour des faisceaux. Sa surface inférieure est notablement plus concave encore parce que l'épaisseur de ses tissus présente son maximum à mi-distance des faisceaux et du contour du coussinet. Cette couche n'est pas aussi homogène que celle du *Diospyros virginiana* car, dans une mince région de sa partie supérieure, elle ne présente que la lignification. En outre, quelques assises de parenchyme sacrifié la séparent de la couche séparatrice et celle-ci est surmontée par une couche lignifiée sus-cicatricielle (*rs*, fig. 63) de trois ou quatre assises de cellules.

Chez ce *Xanthoxylon*, c'est dans la région du parenchyme cortical mi-distante des faisceaux et du bord du coussinet, c'est-à-dire dans celle où la couche cicatricielle atteindra son maximum d'épaisseur, que la ligno-subérisation apparaît, vers la fin d'août. C'est plus tard, peu de temps avant la défoliation, que se produit la couche séparatrice, puis la lignification des tissus au-dessus d'elle.

Les vaisseaux sont obstrués surtout par des thylles développés avant la chute de la feuille.

Le liège cicatriciel qui traverse tout le coussinet pendant la seconde année commence à apparaître en face de la région la plus épaisse de

la lame ligno-subéreuse. Il traverse les faisceaux directement par le même procédé que chez l'*Aristolochia Sipho*. Il est semblable au périderme de la tige, c'est-à-dire que, comme lui, il présente sur les parois externes de ses cellules, un fort épaississement lignifié formé de couches nettement stratifiées et qui obstruent presqu'entièrement la cavité cellulaire.

Ampelopsis hederacea Michx

De même que chez le *Diospyros virginiana* il n'existe pas, chez cet *Ampelopsis*, de région lignifiée au-dessus de la couche séparatrice. Les deux ou trois assises dont cette dernière est formée sont composées de cellules non recloisonnées préalablement.

La lame ligno-subéreuse est sensiblement de la même épaisseur partout. La ligno-subérisation y commence beaucoup plus tard que dans le type, vers la fin de septembre, mais elle débute de même sur le pourtour externe du coussinet.

Les vaisseaux sont en majorité obstrués par des thylles développés avant la chute de la feuille dans toute la base du pétiole.

Les cellules cristallifères et les cellules à raphides, qui sont assez nombreuses dans la même région, lignifient leurs parois lorsqu'elles sont comprises dans la couche ligno-subéreuse.

Rhus Cotinus L.

La lame ligno-subéreuse de cette espèce diffère peu de celle du *Diospyros* ; cependant elle est un peu plus épaisse dans la région externe du coussinet (*ss*, fig. 64), et, en outre, on y remarque quelquefois de rares recloisonnements tout à fait à sa base. Enfin, de même que chez le *Morus nigra*, la subérisation de cette même région ne provoque pas seulement la formation de la pellicule cellulaire mais amène, en outre, l'imprégnation d'une partie du reste des parois.

La couche séparatrice (*cs*, fig. 64) est, comme celle de l'*Alnus glutinosa*, nettement délimitée entre la région lignifiée du pétiole et la couche ligno-subéreuse du coussinet ; elle est de même formée de deux ou trois assises dans la région externe du coussinet et d'une seule dans sa région interne. Dans cette dernière portion la déhiscence se produit par rupture des parois de la même façon que chez l'*Aristolochia Sipho*.

La lame primaire de cicatrisation se forme vers le commencement de septembre. La ligno-subérisation des éléments du parenchyme qui la composent débute contre les faisceaux et se propage de là vers les bords du coussinet. Cette différenciation se fait en outre de la base de la lame vers son sommet et gagne, peu de temps avant la chute de la feuille, la presque totalité des faisceaux.

Parmi les nombreuses cellules mâclifères qui se trouvent dans le pétiole, celles qui sont comprises dans la couche primaire de cicatrisation lignifient leurs parois.

Cicatrisation des canaux sécréteurs. — Il existe, chez le *Rhus Cotinus* de larges canaux sécréteurs à l'intérieur du liber des faisceaux (*ca*, fig. 64). Près de la base de la feuille ces canaux sont au nombre de trois, un dans chacun des trois groupes de faisceaux rentrants. Dans chacun d'eux, avant la défoliation et à l'époque où la ligno-subérisation de la lame cicatricielle fait son apparition, les cellules épithéliales perdent leur rôle sécréteur pour devenir végétatives. Elles s'accroissent alors vers l'axe du canal dont elles obstruent bientôt complètement la lumière (*th*, fig. 65); toutefois, leur croissance étant inégale, quelques-unes seulement pénètrent jusqu'au centre ; l'obstruction se complète ensuite par élargissement de leurs extrémités. Beaucoup de ces cellules épithéliales se recloisonnent préalablement une ou deux fois, parallèlement à la surface du canal, avant de s'accroître, mais alors la cellule fille la plus interne prend seule un développement considérable (*b*, fig. 65). (1).

La prolifération de ces cellules épithéliales commence au niveau de la couche ligno-subéreuse et de là se propage au-dessus et au-dessous d'elle. Le remplissage des canaux sécréteurs s'effectue toujours ainsi, au-dessus de la couche séparatrice, dans le pétiole, jusqu'à une distance un peu plus considérable qu'au-dessous d'elle (*th*, fig. 64). Bientôt ces cellules, qui constituent de véritables thylles, s'accolent

(1) Ce tissu d'obstruction des canaux sécréteurs, à la base du pétiole, est analogue à celui que Mlle Leblois a signalé (*Recherches sur l'origine et le développement des canaux sécréteurs*, An. des Sc. nat. Bot., 7e série, T. VI, 1887, p. 247) dans d'autres organes et chez d'autres plantes à l'intérieur de canaux semblables. Cet auteur dénomme *thylles* les cellules qui le composent, en faisant remarquer, avec raison, qu'elles n'ont pas un développement entièrement comparable à celui des thylles des vaisseaux puisqu'elles ne sont pas obligées de traverser des ponctuations.

intimement les unes aux autres par pression réciproque de telle sorte que l'ensemble prend, surtout au niveau de la lame primaire de cicatrisation, l'aspect d'un tissu parenchymateux à cellules polygonales ; par contre, au-dessus et au-dessous de cette lame, elles laissent ordinairement entre elles des méats plus ou moins larges.

Quand l'obstruction du canal sécréteur est ainsi accomplie, les cellules de remplissage prennent, avant la chute de la feuille, la caractérisation histologique des tissus au niveau desquels elles se trouvent ; c'est ainsi qu'elles sont lignifiées au niveau de la région lignifiée du pétiole, ligno-subéreuses (*ths*, fig. 66) à la hauteur de la lame ligno-subéreuse. Toutefois comme, en général, les cellules de ces thylles gardent des parois minces, se distinguant nettement en cela de celles du tissu libérien voisin dont les parois sont plus épaisses, la portion lignifiée des parois y est très faible.

Au-dessus de la région obstruée du canal, dans le pétiole, les cellules épithéliales meurent comme les autres cellules de l'organe ; au-dessous, dans le coussinet, elles conservent leur rôle sécréteur.

Au moment de la défoliation tout le tissu de remplissage qui se trouve au-dessus de la couche séparatrice, c'est-à-dire sa plus grande partie, est entraîné avec la feuille ; l'autre partie cicatrise le canal.

Dans la traversée des canaux sécréteurs, la zone génératrice du liège cicatriciel se forme par recloisonnement des thylles (comme l'indique la fig. 63, *lic*).Quelquefois, si la ligno-subérisation de ces derniers descend un peu au-dessous du niveau inférieur de la lame ligno-subéreuse dans le tissu voisin, le liège passe au-dessous de cette région et décrit, par ce fait, une légère courbe vers le bas de la même façon qu'il le fait souvent à travers les faisceaux.

Rhus Coriaria L.

Il existe, à la base du pétiole du *Rhus Coriaria*, un renflement à l'intérieur duquel se trouve enfermé le bourgeon axillaire (1). Chez les feuilles supérieures des pousses le renflement est, tout autour du bourgeon, en coalescence avec la tige sauf suivant un pertuis à peine visible dans le plan foliaire et contre la surface de la tige ; chez les

(1) Voir à ce propos la fig. 82, qui montre une disposition analogue de la base du pétiole chez le *Robinia Pseudo-Acacia*.

autres feuilles, et surtout à la base des pousses, ce pertuis s'élargit en une fente tangentielle, le bord supérieur du renflement restant cependant appliqué contre la tige. En somme, dans tous les cas, la feuille semble ne pas posséder de bourgeon axillaire.

C'est un peu au-dessus de l'insertion du pétiole, et par conséquent à la base de la cavité renfermant le bourgeon, que s'établissent la couche séparatrice et la lame de cicatrisation.

La couche séparatrice présente une direction concave vers le bas et on y trouve des recloisonnements peu nombreux. Au-dessus d'elle existe une couche lignifiée sus-cicatricielle très épaisse.

La lame primaire de cicatrisation est nettement limitée inférieurement ; ligno-subéreuse à sa base, elle devient graduellement uniquement lignifiée vers le haut et s'éteint à une assez grande distance de la couche séparatrice, laissant en moyenne cinq à sept assises de parenchyme sacrifié entre elle et cette couche.

Contrairement à ce que nous avons signalé dans les espèces précédentes du type *Diospyros*, cette lame se différencie très tard, peu de temps avant la chute de la feuille, quelquefois même elle n'est pas entièrement différenciée quand la feuille tombe. La ligno-subérisation des éléments y commence, vers le début du mois d'octobre, dans les mêmes régions que chez le *Rhus Cotinus*.

En raison de la formation tardive de la première lame de cicatrisation, la différenciation de la couche séparatrice, puis la lignification des éléments du pétiole au-dessus de cette dernière, se produisent toujours en premier lieu.

L'obstruction des vaisseaux s'accomplit surtout par des thylles nombreux, développés avant la chute de la feuille.

Le liège secondaire cicatriciel est très épais et traverse les faisceaux suivant le même procédé que chez l'*Aristolochia Sipho*. Quelquefois, surtout au voisinage de la surface du coussinet, la zone génératrice de ce liège meurt après avoir fourni une couche de cellules plus ou moins épaisse. Au-dessous de cette région morte, une épaisseur variable du parenchyme se ligno-subérise, le plus souvent après s'être recloisonnée, puis une nouvelle zone génératrice se reforme en-dessous qui relie obliquement le liège cicatriciel précédent au périderme, d'une façon qui rappelle celle que représente notre fig. 90, pour le *Gymnocladus canadensis*.

Le coussinet foliaire est très proéminent. La cicatrice forme un anneau plus ou moins régulier autour du bourgeon qui présente une base sensiblement pentagonale. Elle l'entoure complètement dans les coussinets situés près du sommet des pousses et incomplètement dans les autres (*ci*, fig. 67).

La cicatrice foliaire terminale occupe l'extrémité de la tige dont elle rejette latéralement le sommet végétatif avorté.

Canaux sécréteurs. — Chez le *Rhus Coriaria*, de même que chez le *Rhus Cotinus*, il existe de larges canaux sécréteurs dans le liber des gros faisceaux du pétiole, mais, chez cette espèce, on en compte six au lieu de trois à la base de l'organe.

L'obstruction et la cicatrisation ligno-subéreuse de ces canaux s'effectue de la même façon que pour ceux du *Rhus Cotinus;* il en de même pour la traversée qu'y opère le liège cicatriciel (*lic*, fig. 68).

Negundo fraxinifolium Nutt.

Le bourgeon axillaire de cette espèce est, de même que celui du *Rhus Coriaria*, caché dans un renflement de la base du pétiole, mais, en outre, la portion du renflement qui recouvre ainsi le bourgeon forme, du côté interne, une sorte d'éperon qui s'applique intimement dans une dépression correspondante de la tige, dépression qui intéresse, non seulement le parenchyme cortical de cet organe, mais aussi son système libéro-ligneux caulinaire.

La formation de la lame ligno-subéreuse débute dans le parenchyme cortical externe, à mi-distance des faisceaux et du pourtour du coussinet ; de plus, elle se produit, comme chez le *Diospyros virginiana*, avant celle de la couche séparatrice.

Chez le *Negundo fraxinifolium*, ainsi que chez quelques-unes des espèces que nous avons vues jusqu'ici (*Pyrus communis* et *Mespilus germanica* par exemple), c'est souvent avant l'hiver que le liège cicatriciel fait son apparition au-dessous de la couche ligno-subéreuse ; de même aussi le liège formé à cette époque est toujours peu épais et à parois très minces. En outre, comme il n'existe le plus souvent pas de périderme sur la tige pendant la première année, les bords de ce

liège se terminent au-dessous de l'épiderme du coussinet en redescendant un peu vers le bas aux dépens de l'assise sous-épidermique.

Pendant la seconde année, la zone génératrice du liège cicatriciel donne une nouvelle couche beaucoup plus épaisse. Dans les rares coussinets où cette zone n'existait pas à la fin de la première année elle se différencie dès le commencement de la seconde. Dans les deux cas, le liège formé pendant cette seconde année ressemble au périderme de la tige. Chacune de ses cellules présente en effet un cadre subéreux (*su*, fig. 69) et un épaississement scléreux très épais (*eps*) sur sa moitié interne. Plus tard le périderme de la tige, qui se forme aux dépens d'une assise plus profonde, se raccordera sur lui.

La cicatrice foliaire a la forme d'un croissant plus ou moins ouvert à la surface duquel on distingue trois ou cinq cicatricules. Le bourgeon axillaire est placé en dedans et contre le sommet du croissant. Les deux croissants cicatriciels d'un même nœud se réunissent latéralement en formant entre eux un angle plus ou moins relevé le long de la tige (*ci*, fig. 70). On distingue au-dessus de chacune de ces cicatrices la dépression de la surface de la tige dans laquelle s'appliquait l'éperon du renflement pétiolaire (*emp*) ; elle s'y étend en arc de cercle d'une extrémité à l'autre du croissant, au-dessus du bourgeon.

Laticifères. — Il existe dans le liber des faisceaux du *Negundo* des laticifères articulés, dont les cellules, très longues dans les autres parties de la plante, sont plus courtes à la base du pétiole. Ces laticifères, au niveau de la couche ligno-subéreuse, se recloisonnent plusieurs fois transversalement avant la chute de la feuille, et les nouvelles cellules formées par ce recloisonnement se ligno-subérisent comme celles du parenchyme voisin. Nous avons déjà signalé un fait semblable chez l'*Æsculus Hippocastanum*. De même aussi que chez ce dernier, la zone génératrice du liège les traverse en les recloisonnant (*L L*$_1$, fig. 69). Toutes les nouvelles cloisons y sont toujours transversales de sorte que, même quand le liège est épais, à la fin de la seconde année par exemple, on reconnaît toujours nettement la file de cellules péridermiques dérivée du laticifère ; celà est d'autant plus net qu'elle est composée de cellules beaucoup plus larges que celles des files voisines. D'ailleurs le liège formé par le recloisonnement des laticifères est histologiquement semblable à celui du reste du coussinet.

CHAPITRE VI

Espèces se rapportant au type *Morus nigra*

Chez le *Morus nigra,* de même que dans le type précédent, la couche de cicatrisation ligno-subéreuse est déjà constituée au moment de la chute de la feuille, mais les tissus du coussinet, aux dépens desquels elle se forme, ont subi préalablement une action méristématique.

Espèces rapportées à ce type : *Morus alba*, *Sophora japonica*, *Menispermum canadense*, *Chimonanthus fragans*, *Platanus occidentalis*, *Fraxinus juglandifolia*, *F. Ornus*, *Magnolia acuminata*, *Catalpa bignonioïdes*, *Juglans nigra*, *Celastrus scandens*, *Asimina trilobata*, *Aralia spinosa*.

Morus alba L.

Tout ce que nous avons signalé chez le *M. nigra*, relativement aux modifications s'effectuant dans la base du pétiole pendant la première et la seconde année, se retrouve chez le *M. alba* et s'y produit dans le même ordre, mais environ une quinzaine de jours plus tard.

La cicatrisation des laticifères rameux de cette espèce est également la même que celle du *M. nigra*.

Sophora japonica L.

Le pétiole du *Sophora japonica* possède, à sa base, un renflement qui, de même que dans quelques cas déjà étudiés, cache le bourgeon axillaire. Mais, ce dernier étant très plat, le renflement le recouvre sans se creuser d'une cavité qui le renferme de la même façon que chez le *Gleditschia triacanthos* (fig. 84).

C'est très peu au-dessus de l'insertion de la feuille, à la base de la partie renflée recouvrant le bourgeon, que se forme la couche séparatrice.

La lignification des éléments du pétiole, au-dessus de la couche séparatrice, porte sur une région très épaisse, plus épaisse même, au moment de la chute, que la lame ligno-subéreuse.

Chez le *Sophora japonica*, les recloisonnements dans le coussinet apparaissent plus tard que chez le *Morus nigra*, vers la mi-octobre. De plus, la marche de la différenciation cicatricielle n'y est pas la même ; c'est d'abord l'assise de cellules qui formera la couche séparatrice qui se recloisonne un grand nombre de fois, puis le recloisonnement se propage dans les cellules sous-jacentes. Plus tard, seulement, se produit au-dessus de la couche séparatrice la lignification des tissus puis, ultérieurement encore, peu de temps avant la défoliation, s'effectue la ligno-subérisation des éléments de la couche méristématique.

Après la chute de la feuille, la première lame de cicatrisation s'épaissit souvent un peu par ligno-subérisation des éléments primaires du coussinet au-dessous d'elle.

Assez souvent, et déjà dès la première année, les thylles vasculaires situés au-dessous de la couche ligno-subéreuse, et principalement au voisinage de la rentrée des faisceaux foliaires dans la couronne libéro-ligneuse caulinaire, épaississent fortement leurs parois et les lignifient.

Le liège cicatriciel n'est pas, comme celui du *Morus nigra*, accompagné de phelloderme et il se termine brusquement contre l'épiderme sans l'entamer et sans se recourber vers le bas. Plus tard, le périderme de la tige, qui se forme plus profondément entre la deuxième et la cinquième assise du parenchyme cortical, se raccordera sur lui.

Le coussinet foliaire est très proéminent et la cicatrice présente la forme d'un V (*ci*, fig. 71), entre les branches duquel se trouve le bourgeon très aplati et à écailles pérulaires très noires. Au sommet et aux deux extrémités du V se trouvent trois larges cicatricules fasciculaires. Partant des extrémités latérales de la cicatrice et passant au-dessus du bourgeon, on voit un bourrelet très prononcé du tissu cortical de l'entre-nœud supérieur, bourrelet contre lequel s'appuyait, avant la chute de la feuille, le bord du renflement pétiolaire qui recouvrait le bourgeon (*br*, fig. 71).

De même que chez le *Rhus Coriaria*, le sommet végétatif avorté de la pousse est rejeté sur le côté et le bourgeon axillaire de la dernière feuille devient terminal.

Menispermum canadense L.

Chez cette espèce, la base de la feuille forme un fer à cheval autour de quatre bourgeons axillaires superposés (*B*, fig. 72), dont la taille augmente de l'inférieur au supérieur. Ces bourgeons sont très plats et les trois premiers (fig. 72) sont recouverts, par un renflement du pétiole, de la même façon que le bourgeon unique du *Sophora japonica;* le quatrième est à l'air libre et semble, par suite, exister seul dans l'aisselle de la feuille.

La lame ligno-subéreuse est peu épaisse ; ce qu'elle offre surtout de particulier, c'est qu'elle ne traverse pas seulement l'étranglement du pétiole (*ss*, fig. 72), *mais qu'elle se prolonge au-delà, dans le renflement pétiolaire, le long de sa face interne, vis-à-vis des bourgeons* (*lp*, fig. 72). Dans cette dernière région, elle est formée par une épaisseur de deux à quatre assises de cellules voisines de l'épiderme lequel ne subit aucune modification.

La couche séparatrice (*cs*, fig. 72), qui dans le cas présent n'est pas d'origine méristématique, est contiguë à la lame ligno-subéreuse et se prolonge par conséquent, elle aussi, dans le renflement pétiolaire. Au-dessus d'elle, il ne se produit aucune lignification des tissus.

Il résulte de la disposition ci-dessus décrite, qu'après la chute de la feuille la couche ligno-subéreuse de cicatrisation est prolongée, en face des trois bourgeons les plus inférieurs, par une mince lame qui les recouvre et les protège pendant l'hiver et que nous appellerons *lamelle pérulaire* (1) (*lp*, fig. 73).

(1) Nous la qualifions de *pérulaire* en raison de son rôle protecteur des bourgeons pendant l'hiver et par comparaison avec les écailles de même nom. Toutefois en l'appelant *lamelle* nous avons eu l'intention de la distinguer nettement des écailles ordinaires dont l'origine est différente. C'est une lamelle de ce genre dont la présence a été constatée par M. Wiesner (G.) (*Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewaechse*, Sitz. d. k. Akad. d. Wissench. zu Wienn, 1871, p. 506), chez le *Philadelphus coronarius*, et par M. Mikosch (K.) (*Beitraege zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewaechse*, idem, 1876, p. 751) chez le *Berberis* et le *Robinia*, et, à laquelle ce dernier donne le nom de « Articulartegmente ».

De cette façon, bien que l'insertion du pétiole affecte la forme d'un fer à cheval à l'intérieur duquel se trouvent les bourgeons, la cicatrice fraîche (*ci*, fig. 74) est presque circulaire, légèrement cordiforme à sa partie supérieure et surmontée d'un seul bourgeon. D'autre part la direction de la couche séparatrice au-dessus du coussinet et celle de la dite couche dans le renflement du pétiole étant inclinées l'une sur l'autre vers la tige, la surface de la cicatrice est légèrement creusée en gouttière semi-circulaire (fig. 73).

Il existe, dans le parenchyme cortical du pétiole et de la tige du *Menispermum canadense*, d'énormes sclérites à parois très épaisses et à ponctuations rameuses, dans lesquelles l'épaississement et la lignification des parois commencent tardivement, vers le mois de juillet. Ils sont plus rares au niveau de la couche de cicatrisation.

A l'époque où se différencie cette couche, quelques sclérites, qui ne renferment plus ni protoplasme, ni noyau apparents, ne subissent aucune modification. Les autres, dans lesquels le noyau et le protoplasme sont encore bien visibles, peuvent au contraire présenter les transformations suivantes. Un petit nombre d'entre eux perdent simplement leur contenu. Quant aux autres ils se recloisonnent comme les cellules du parenchyme du coussinet, une, deux ou trois fois suivant leur taille (*a*, fig. 75). Les nouvelles cloisons formées restent minces et n'acquièrent pas de ponctuations, mais elles se lignifient comme les parois de la cellule mère. En outre, les cellules filles ainsi formées peuvent, mais rarement il est vrai, se revêtir d'une pellicule subéreuse (*sub*, fig. 75) qui pénètre jusque dans le fond des ponctuations rameuses, de même que cela se produit dans les cellules du parenchyme voisin.

Ce que nous venons d'exposer relativement aux sclérites du *Menispermum canadense*, concerne la majorité d'entre eux, c'est-à-dire ceux qui ont déjà des parois très épaisses au début de la différenciation de la couche de cicatrisation. Mais il arrive parfois, qu'à cette époque, certaines de ces énormes cellules destinées à former des sclérites, sont encore au début de leur différenciation, leurs parois étant encore de même épaisseur que celles du tissu voisin et cellulosiques ou simplement pourvues d'un faible épaississement lignifié. Elles se recloisonnent alors un grand nombre de fois, suivant des directions très variables, de façon à former un tissu parenchymateux qui prend la

caractérisation histologique du tissu voisin. On reconnaît toujours les cellules dérivées de ce recloisonnement en ce que leur taille est un peu plus grande que celle des éléments du parenchyme enveloppant. En outre, elles forment un groupe qui est toujours entouré par la paroi de la cellule mère, paroi qui, comme nous l'avons indiqué précédemment, pouvait posséder déjà un commencement d'épaississement lignifié au début du recloisonnement.

Assez souvent, dans les éléments de la couche ligno-subéreuse voisine de ces sclérites, les nouvelles cloisons se disposent parallèlement aux parois de ces dernières.

Revenons à la cicatrisation. Pendant la seconde année, il se développe, au-dessous de la couche ligno-subéreuse, un liège cicatriciel épais, mais qui ne s'étend pas dans la lamelle pérulaire.

Fréquemment il se produit, près du bord externe du coussinet, un second liège oblique sur le premier et rappelant celui du *Rhus Coriaria;* toutefois, le parenchyme intercalé entre eux ne subit ici que la lignification.

Dans presque tous les cas, la zone génératrice du liège cicatriciel donne, en même temps, un phelloderme épais. Les cellules de ce phelloderme sont parenchymateuses et fortement amylifères, chacune d'elle peut, après s'être accrue longitudinalement, se recloisonner transversalement une ou deux fois ; on peut compter de la sorte, dans certains coussinets, jusqu'à quinze assises de phelloderme formées, soit directement par la zone génératrice, soit à la suite du recloisonnement des cellules dérivant de cette zone. Dans la région la plus éloignée de la zone génératrice, ces cellules se décollent plus ou moins aux angles et s'arrondissent tout en restant sur une file longitudinale.

Lorsque les bourgeons placés à l'aisselle de la feuille avortent pendant la seconde année, leur cicatrice est fermée par un liège épais qui continue à peu près directement celui du coussinet foliaire. Dans ce cas, le phelloderme qui l'accompagne est, lui aussi, très développé en face des bourgeons et continue celui de la cicatrice foliaire qui, alors très épais du côté des bourgeons, diminue graduellement vers le bord externe du coussinet foliaire où il cesse d'exister. Lorsque, au contraire, tous les bourgeons ou au moins le plus inférieur restent dormants, le liège cicatriciel ne s'étend pas au-delà de l'aisselle et le phel-

loderme correspondant, présentant son maximum d'épaisseur au centre du coussinet, s'éteint sur tout son pourtour.

Pendant la seconde année, la mince lamelle périulaire que nous avons vu précédemment recouvrir les trois bourgeons les plus inférieurs, se fend longitudinalement sous l'influence de l'accroissement diamétral de la tige ou de la pousse axillaire, s'il s'en produit une.

Chimonanthus fragrans Lindl.

La lame ligno-subéreuse ne comprend que quatre ou cinq assises de cellules. Contrairement à ce qui se produit chez le *Morus nigra*, les recloisonnements cellulaires y apparaissent d'abord dans le parenchyme cortical interne du coussinet et contre les faisceaux, ils sont en outre de moins en moins nombreux de la base de la couche cicatricielle vers la couche séparatrice.

La lignification des tissus du pétiole, au-dessus de la couche séparatrice, porte sur une moyenne de quatre ou cinq assises de cellules.

Platanus occidentalis L.

Le pétiole possède à sa base un renflement qui, de la même façon que chez le *Rhus Coriaria*, loge le bourgeon axillaire.

Les modifications qui se produisent à la base du pétiole sont les mêmes que chez le *Chimonanthus fragrans*. La lignification des tissus, au-dessus de la couche séparatrice est, toutefois, comme chez le *Morus nigra*, beaucoup moins accentuée.

Après la chute de la feuille, la ligno-subérisation des éléments des faisceaux descend souvent très bas à l'intérieur du coussinet foliaire.

Le liège cicatriciel, qui s'établit pendant la seconde année, traverse tout le coussinet ; quelquefois, cependant, lorsque le liber scléreux des faisceaux est très épais au niveau de sa formation, ce liège ne réussit pas à le traverser et descend plus ou moins profondément dans le coussinet en formant un manchon autour de lui. Son aspect est à peu près celui que nous avons figuré pour le liège de deuxième année (*lic*$_2$, fig. 83), chez le *Robinia hispida*.

La cicatrice foliaire forme une étroite bande pentagonale entourant presque complètement le bourgeon et plus large en face des angles

dans lesquels se trouvent les cicatricules (*ci*, fig. 76). De même que chez le *Rhus Coriaria*, au sommet des pousses le bourgeon axillaire de la cicatrice devient terminal.

Fraxinus Ornus L.

Le recloisonnement des cellules de la lame ligno-subéreuse se produit de bonne heure, au mois d'août, comme chez le *Morus nigra*, mais la ligno-subérisation des éléments de cette lame s'effectue seulement vers la mi-septembre et elle est précédée par le recloisonnement de la couche séparatrice ainsi que par la différenciation de la région lignifiée sus-cicatricielle.

Le liège secondaire cicatriciel est peu épais et, de même que pour le périderme de la tige, chacune de ses cellules (*lic*, fig. 77), possède un cadre subéreux mince (*su*) doublé d'un épaississement cellulosique interne (*cel*) également peu considérable. En face de lui se développe, presque toujours, de même que chez le *Menispermum canadense*, un phelloderme (*ph*) qui peut atteindre, au niveau de rupture des faisceaux, jusqu'à douze et quinze assises.

Fraxinus juglandifolia Lamk.

La lame de cicatrisation est, dans cette espèce, plus épaisse que chez le *F. Ornus*, les recloisonnements y sont en outre moins nombreux et apparaissent beaucoup plus tôt, vers la fin de juillet. De plus, comme chez le *Morus nigra*, la division des cellules est suivie presque immédiatement de leur ligno-subérisation.

Il peut également exister un phelloderme au-dessous de la zone génératrice du liège cicatriciel, mais il est toujours bien moins épais que chez le *Fraxinus Ornus* et comprend quatre ou, au plus, cinq assises de cellules.

Asimina trilobata Dun. et Magnolia acuminata L.

La couche ligno-subéreuse se différencie peu de temps avant la chute de la feuille, vers la fin de septembre et, cependant, elle gagne avant cette chute les faisceaux presqu'en entier.

Il n'existe pas de couche lignifiée sus-cicatricielle et la couche séparatrice est formée par deux assises qui ne sont, le plus souvent, recloisonnées que dans la région externe du pétiole.

A la fin de la seconde année, le liège secondaire cicatriciel n'a acquis qu'une épaisseur de deux ou trois assises ; il n'est pas accompagné de phelloderme.

Les cellules sécrétrices, qui sont en général très répandues dans le parenchyme cortical de la tige et du pétiole, sont rares au niveau de la lame ligno-subéreuse. Elles ne subissent aucune modification de nature cicatricielle à l'intérieur de cette lame ; leur paroi reste cellulosique et leur contenu se dessèche.

Catalpa bignonioïdes Wal.

Chez ce *Catalpa*, la lame ligno-subéreuse qui existe déjà au moment de la chute est très épaisse, du moins relativement, à celle des espèces précédentes : son importance se montre en rapport direct avec la grande largeur d'insertion du pétiole. Les recloisonnements y sont encore nombreux dans la région externe du pétiole, là où les cellules qui la composent sont larges ; ils le sont beaucoup moins dans la région interne où les cellules du parenchyme sont très petites.

Aucune lignification ne se produit dans les tissus au-dessus de la couche séparatrice.

On sait que les faisceaux sont distribués, dans la base du pétiole, suivant un cercle presque complet, les plus gros d'entre eux étant situés dans sa région externe. Presque toujours, autour des trois ou des cinq plus gros faisceaux, la lame ligno-subéreuse, qui les envahit presque complètement un peu avant la chute, est plus épaisse que partout ailleurs ; en outre, elle se relève (*ss*, fig. 80) très haut dans le pétiole en formant un ou plusieurs cônes qui enveloppent l'ensemble de ces faisceaux ou chacun d'eux. La couche séparatrice suit la limite supérieure de cette lame ligno-subéreuse et il en résulte que, dans la région relevée autour des faisceaux, les recloisonnements qui la forment et qui sont toujours parallèles à sa direction, se montrent fortement obliques et parfois même complètement longitudinaux.

Cette proéminence de la couche séparatrice et de la lame ligno-subéreuse autour des faisceaux fait, qu'après la chute de la feuille, il

existe dans la région externe de la cicatrice foliaire, laquelle est elliptique (*ci*, fig. 81), tantôt une seule large crête conique (*em*), tantôt plusieurs plus petites, plus ou moins largement soudées par leur base. Sur les cicatrices les plus larges, c'est-à-dire sur celles de la région moyenne des pousses, ces sortes d'épines peuvent atteindre jusqu'à quatre millimètres au-dessus de la surface de la cicatrice.

Nous n'avons rien remarqué, dans la constitution des faisceaux de cette région, qui soit de nature à expliquer cette particularité de la lame ligno-subéreuse. Peut-être se produit-elle sous l'influence de la moelle lignifiée de la tige qui, elle aussi, s'avance en pointe dans la base du cousinet (*m*, fig. 80) le long du bord interne des faisceaux foliaires de cette région. Il semble, en effet, que sa présence doive empêcher la lame de cicatrisation de couper transversalement la base de la feuille et la force à remonter parallèlement à sa surface.

La ligno-subérisation des éléments du coussinet apparaît, vers la mi-septembre, dans un grand nombre de points à la fois. C'est vers la mi-octobre que se différencie la couche séparatrice et que les vaisseaux s'emplissent de thylles.

Le liège cicatriciel est peu épais. Au niveau des proéminences de la couche ligno-subéreuse, il suit la limite inférieure de cette couche et décrit, par le fait, une courbe au sommet de laquelle il coupe les faisceaux.

Juglans nigra L.

Chez le *J. nigra* les recloisonnements méristématiques n'existent que dans la portion inférieure de la lame ligno-subéreuse. La couche séparatrice est formée aux dépens de cellules du pétiole non recloisonnées préalablement.

La ligno-subérisation des cellules du coussinet se produit vers la mi-septembre. Le liège cicatriciel est très épais et traverse difficilement le liber scléreux quand celui-ci se prolonge jusqu'à son niveau de différenciation.

Les cellules cristallifères sont excessivement nombreuses dans tout le parenchyme cortical de la plante et surtout dans celui du coussinet au-dessous des couches de cicatrisation. Celles qui sont comprises à l'intérieur de la lame cicatricielle primaire se ligno-subérisent comme les autres éléments du parenchyme cortical.

Celastrus scandens L.

Tout se passe chez cette espèce comme chez le *Morus nigra*, mais il n'y existe pas de couche lignifiée sus-cicatricielle et la ligno-subérisation du coussinet gagne presque entièrement les faisceaux avant la chute de la feuille. La couche séparatrice décrit le plus souvent une légère courbe vers le bas en traversant les faisceaux.

Aralia spinosa L.

Entre la couche séparatrice et la couche cicatricielle primaire, il existe une épaisseur moyenne de deux à quatre assises de parenchyme sacrifié.

Dans la lame ligno-subéreuse, les recloisonnements sont, comme dans quelques espèces précédentes, plus nombreux à la partie inférieure.

Le parenchyme cortical et le liber des faisceaux renferment de nombreux canaux sécréteurs. Quelque temps avant la défoliation ceux de la base des feuilles se remplissent de lignine gommeuse. Cette obstruction se fait, d'abord, au niveau de la couche ligno-subéreuse ; mais elle descend peu au-dessous de cette couche, tandis qu'elle s'étend jusqu'à une distance assez considérable au-dessus d'elle, dans la partie de la feuille qui doit tomber. En un mot, la lignine gommeuse se produit ici dans la même région que les thylles à l'intérieur des canaux, de *Rhus Coriaria* et *Cotinus* (*th*, fig. 64). Quant à l'allongement des cellules épithéliales, tel que nous l'avons indiqué dans ces dernières espèces, il ne se produit que quelquefois chez l'*A. spinosa*, et seulement au niveau inférieur de la couche ligno-subéreuse là où les recloisonnements de cette couche sont les plus nombreux. Mais cet allongement, précédé de plusieurs recloisonnements (*c*, fig. 79), est toujours arrêté de bonne heure par l'apparition de la lignine gommeuse (*lig*) à l'intérieur du canal. Pendant, la seconde année, ces canaux sécréteurs sont étranglés sous l'influence du liège cicatriciel qui finit par les traverser complètement.

CHAPITRE VII

Espèces se rapportant au type *Æsculus Hippocastanum*

Nous rappelons que ce type se distingue des deux précédents, *Diospyros* et *Morus*, en ce que la couche cicatricielle qui y est déjà également formée avant la défoliation est, à peu de chose près, uniquement constituée par un liège secondaire.

Nous avons trouvé peu d'espèces se rapportant à ce type, ce sont : *Æsculus rubicunda* et *parviflora*, *Salix caprea* et *repens*, *Populus alba*, *Viburnum opulus* et *Lentago*, *Sambucus nigra* et *racemosa*.

Æsculus rubicunda Lodd. et Æ. parviflora Wall.

Chez ces deux espèces, les modifications qui s'accomplissent à la base des feuilles en vue de leur chute, et celles qui suivent cette chute, sont les mêmes que chez l'*Æ. Hippocastanum*. Toutefois, chez l'*Æ. parviflora*, la formation du liège cicatriciel débute en août au lieu de juillet.

Salix caprea L. et Populus alba Link.

Chez ces deux espèces le liège cicatriciel, déjà formé avant la chute, est sensiblement de la même épaisseur dans toute la largeur du coussinet. Il est en contact immédiat avec la couche séparatrice, aussi, la mince région ligno-subéreuse qui le surmonte chez l'*Æsculus* manque ici totalement.

On n'observe non plus aucune trace de lignification au-dessus de la couche séparatrice.

La marche de la différenciation du liège cicatriciel n'est pas la même que chez les *Æsculus*, chez lesquels, formé d'abord à travers le parenchyme cortical, il reste très longtemps sans se raccorder avec le périderme de la tige. C'est au contraire, chez le *S. caprea*, sur le pourtour du coussinet, que le liège commence à se différencier ; en outre, il n'y apparaît que vers le milieu de septembre, par conséquent beaucoup plus tard que chez l'*Æsculus Hippocastanum*.

Au moment de la chute de la feuille, ce liège est histologiquement constitué comme celui de la tige, c'est-à-dire que ses cellules sont à parois minces, sauf au voisinage de la zone génératrice où elles possèdent un fort épaississement subéreux sur leurs parois externes.

Salix repens L.

Cette espèce diffère surtout du *Salix caprea* précédent par la moins grande épaisseur de son liège cicatriciel et une moindre fréquence des thylles dans les vaisseaux, avant la chute de la feuille.

Sambucus racemosa L. et Sambucus nigra L.

Au moment de la chute de la feuille, chez ces deux espèces, le liège cicatriciel existe seul dans la région externe du coussinet, tandis qu'il est surmonté d'une épaisseur de deux à trois assises de parenchyme lignifié dans sa région interne. De même que chez le *Salix caprea*, il n'existe pas de couche lignifiée sus-cicatricielle.

Le processus de différenciation du liège cicatriciel est le même que chez le *Salix caprea*, mais, contrairement à ce que nous avons vu pour cette espèce et les précédentes, ce liège s'arrête autour des faisceaux, non plus en remontant vers le pétiole, mais en descendant plus ou moins bas vers le coussinet. Il est moins épais chez le *S. racemosa* que chez le *S. nigra*.

Viburnum opulus L.

Au moment de la chute de la feuille, chez le *V. opulus*, le liège cicatriciel manque le plus souvent dans les régions du parenchyme cortical qui sont situées en face des faisceaux ; il y est remplacé par une couche

ligno-subéreuse formée aux dépens du tissu primaire qui a préalablement subi une faible action méristématique.

Les cellules de la couche séparatrice montrent de nombreux recloisonnements, parfois jusqu'à six qui sont, d'une façon à peu près régulière, orientés transversalement. Entre elle et la couche de cicatrisation, il existe deux ou trois assises de parenchyme sacrifié qui sont également fortement recloisonnées.

Toutes ces différentes couches se différencient bien plus tard que chez l'*Æsculus Hippocastanum*, vers le milieu de septembre. De plus, leur ordre d'apparition est différent. Ce sont les recloisonnements de la couche séparatrice qui se produisent d'abord ; puis ensuite, au-dessus d'elle, la lignification sus-cicatricielle. Un peu plus tard, les recloisonnements gagnent les assises sous-jacentes du parenchyme sacrifié et, enfin, une zone génératrice apparaît plus bas qui donne rapidement le liège cicatriciel avant la défoliation.

Quoique la couche séparatrice soit épaisse, le décollement ne s'y produit quand même qu'à sa partie supérieure.

Viburnum Lentago L.

Chez cette espèce, de même que chez la précédente, les cellules de la couche séparatrice sont fortement recloisonnées ainsi que celles qui la séparent du liège cicatriciel, mais, à l'époque de la défoliation, ce dernier existe dans toute la largeur du coussinet et même dans le parenchyme cortical interne en face des faisceaux. De plus, la région recloisonnée qui correspond au parenchyme sacrifié du *V. opulus*, se lignifie avant la différenciation du liège sous-jacent.

Il n'existe pas, dans cette espèce, de couche lignifiée sus-cicatricielle.

CHAPITRE VIII

Espèces se rapportant au type *Forsythia suspensa*

Le type *Forsythia suspensa* est caractérisé par la présence, au moment de la chute de la feuille, d'une double lame de cicatrisation dans laquelle une couche ligno-subéreuse bien développée surmonte une couche de liège secondaire. La couche ligno-subéreuse est formée aux dépens de cellules du coussinet non recloisonnées préalablement.

Espèces rapportées à ce type : *Acer campestre*, *Rhamnus catharticus*, *Myrica Gale*, *Robinia hispida et Pseudo-Acacia*, *Gleditschia triacanthos*.

Acer campestre L.

Le liège de la lame de cicatrisation comprend seulement trois ou quatre assises de cellules ; le plus souvent il entame un peu le bord des faisceaux déjà avant la chute de la feuille. La portion ligno-subéreuse les entame aussi, mais, beaucoup plus profondément.

Contrairement à ce qui existe chez le *Forsythia suspensa*, il se produit, au-dessus de la couche séparatrice une lignification des tissus, peu intense il est vrai.

La couche séparatrice est très mince et composée par une assise de cellules recloisonnées une ou deux fois. Le dédoublement des cellules à son intérieur s'y produit, ainsi que dans toutes les autres espèces que nous avons rapportées au type *Forsythia*, comme chez l'*Amorpha fruticosa*.

Les couches cicatricielles se différencient de très bonne heure, vers le commencement du mois d'août. C'est, de même que chez le *Forsythia*, la portion ligno-subéreuse qui apparaît la première, mais sa différen-

ciation débute dans le parenchyme cortical externe au voisinage des faisceaux.

Les cellules cristallifères qui sont nombreuses à la base de la feuille s'y conduisent comme leur voisines, rappelant en cela celles de l'*Alnus glutinosa* (fig. 50).

Il existe dans le liber des faisceaux de l'*Acer campestre* de rares laticifères articulés. Au niveau de différenciation du liège cicatriciel ces laticifères se recloisonnent transversalement et contribuent à le former (*la*, fig. 78).

La cicatrisation des vaisseaux se fait surtout par des thylles qui se développent avant la défoliation dans toute la base de la feuille.

Myrica Gale L.

La double lame de cicatrisation est peu épaisse et, dans la moitié interne du coussinet, la portion ligno-subéreuse existe ordinairement seule. Par contre, au-dessus de la couche séparatrice, la lignification des tissus est très intense et porte sur une région très épaisse surtout dans le parenchyme cortical interne. Il existe quelques assises de parenchyme sacrifié au-dessous de la couche séparatrice.

La portion ligno-subéreuse des couches cicatricielles se différencie encore la première vers le milieu de septembre, mais le liège apparaît au-dessous d'elle avant qu'elle soit entièrement formée.

Rhammus catharticus L.

Chez cette espèce la lame de cicatrisation est très épaisse par rapport au diamètre du pétiole et de même épaisseur dans toute son étendue ; sa limite inférieure se trouve juste au niveau de l'angle axillaire de la feuille. Son liège secondaire est peu considérable, mais, à son voisinage, les cellules de la couche ligno-subéreuse subérisent quelquefois presque entièrement leurs parois.

La couche séparatrice est formée par recloisonnement répété une ou deux fois d'une assise primaire unique. La couche sus-cicatricielle est peu épaisse mais fortement lignifiée.

Les cellules cristallifères comprises à l'intérieur de la couche cicatricielle primaire se ligno-subérisent comme ses autres éléments.

Robinia Pseudo-Acacia L.

Le pétiole possède à sa base, de même que chez quelques espèces étudiées précédemment, un renflement creusé d'une cavité conique qui loge les bourgeons axillaires superposés au nombre de deux à quatre (*B*, fig. 82). A l'intérieur de cette cavité, l'épiderme du pétiole est doublé d'un hypoderme sécréteur comprenant une ou deux assises de cellules plus larges que les autres éléments parenchymateux de l'organe. Les cristaux d'oxalate de chaux sont abondants dans le parenchyme à la base du renflement pétiolaire et surtout au contact de l'hypoderme.

La couche séparatrice est constituée par une assise de cellules qui se sont au préalable recloisonnées plusieurs fois transversalement. Elle est placée assez loin de l'insertion foliaire et, de même que chez le *Menispermum canadense,* non seulement elle traverse la partie rétrécie de la base du pétiole, mais, en outre, elle s'étend au travers de son renflement, en face des bourgeons et un peu au-dessus de l'hypoderme sécréteur dont nous avons parlé plus haut ; toutefois, la mince lamelle comprise entre elle et l'épiderme de cette dernière région reste ici cellulosique (*lp,* fig. 82).

Il résulte de la position de la couche séparatrice que les bourgeons axillaires restent, pendant l'hiver, protégés par une lamelle pérulaire ainsi que chez le *Menispermum*, mais ici, cette lamelle au lieu de continuer la couche ligno-subéreuse, comme dans ce dernier cas, prolonge la couche de parenchyme sacrifié qui est en effet assez épaisse chez le *Robinia Pseudo-Acacia.*

Immédiatement après la défoliation, la cicatrice foliaire, flanquée de ses deux épines stipulaires, présente une forme plus ou moins trilobée avec trois cicatricules fasciculaires entre lesquelles sa surface se relève en un cône qui indique la présence des bourgeons au-dessous de la lamelle pérulaire. Au-dessus de cette cicatrice, on peut en outre, dans beaucoup de coussinets, en observer une autre plus petite qui semble représenter la trace d'un bourgeon avorté de très bonne heure.

Au niveau de la couche ligno-subéreuse les cellules des laticifères articulés sont plus courtes qu'ailleurs. Assez fréquemment elles se recloisonnent et se ligno-subérisent ainsi que les éléments voisins.

Cette dernière modification se produit également dans la plupart des cellules cristallifères.

La couche de liège cicatriciel se complète, comme chez le type, pendant la seconde année. Elle traverse directement le bois des faisceaux et le liber mou, mais, elle ne peut couper le liber scléreux qui possède une certaine épaisseur à ce niveau, aussi, descend-t-elle souvent très bas à l'intérieur du coussinet en longeant les deux faces de ce tissu et en s'éteignant graduellement, ainsi que nous l'avons figuré pour le *Robinia hispida* (*lic*$_2$, fig. 83).

Pendant la seconde année, quelquefois à la fin de la première, la lamelle pérulaire se fend longitudinalement et se détache peu à peu. Cette dernière modification est accélérée par la végétation des bourgeons, si elle vient à se produire.

A l'extrémité des pousses, l'avortement du bourgeon principal provoque son rejet sur le côté et fait que la cicatrice de la feuille y semble terminale.

Robinia hispida L.

La disposition des bourgeons axillaires est la même que chez le *R. Pseudo-Acacia*. La couche cicatricielle est un peu plus épaisse surtout dans la portion ligno-subéreuse.

La couche séparatrice ne traverse que la portion rétrécie du pétiole, de telle sorte qu'il ne se forme pas de lamelle pérulaire et que les bourgeons sont visibles après la chute entre les branches du V formé par la cicatrice.

Les modifications subies par les laticifères articulés et les cellules cristallifères sont les mêmes que chez le *Robinia* précédent. La disposition du liège cicatriciel à travers les faisceaux est également la même, et il en est encore ainsi pour le manchon que le liège forme autour du liber scléreux (*lic*$_2$, fig. 83).

Gleditschia triancanthos L. v. *inermis*

Chez cette espèce, il existe encore, à la base du pétiole, un renflement qui recouvre les bourgeons axillaires ordinairement au nombre de cinq, mais sans se creuser d'une cavité pour les contenir (*P*, fig. 84).

La couche séparatrice, composée par trois ou quatre assises de cel-

lules, quelquefois recloisonnées préalablement un petit nombre de fois, se forme bien au-dessus de la région la plus rétrécie du pétiole (*cs*, fig. 84); elle pénètre par suite dans la base du renflement pétiolaire et y occupe une position telle que son bord interne se trouve en face l'espace compris entre les deux bourgeons axillaires supérieurs.

La double lame de cicatrisation, qui existe au moment de la chute de la feuille, est très épaisse. La ligno-subérisation y est très intense au voisinage du liège secondaire, surtout dans la région interne du pétiole. Entre les couches cicatricielles et la couche séparatrice, il reste une épaisseur de dix à douze assises de parenchyme sacrifié.

C'est encore, dans cette espèce, la portion ligno-subéreuse qui se différencie la première, de très bonne heure, vers la fin d'août ; en outre, le liège se forme au-dessous d'elle avant sa complète différenciation.

Il se développe peu de thylles dans les vaisseaux dont la cicatrisation est surtout accomplie par de la lignine gommeuse. Celle-ci apparaît déjà avant la chute de la feuille et continue à se produire après elle.

La cicatrice foliaire présente une forme plus ou moins trilobée (*ci*, fig. 85). Au-dessus d'elle apparaît un seul des nombreux bourgeons que recouvrait le pétiole (*B*, fig. 85). Nous avons vu, en effet, que la couche séparatrice s'établissait à la hauteur de l'intervalle compris entre les deux bourgeons supérieurs, de sorte que, quoiqu'il n'existe pas de lamelle pérulaire proprement dite, tous les bourgeons inférieurs sont recouverts puisqu'ils sont cachés par la partie supérieure du coussinet. Celle-ci joue, en réalité, le rôle de lamelle pérulaire.

Le liège cicatriciel de seconde année (*lic*$_2$, fig. 86) a une origine différente de celui de l'année précédente. Il n'est en contact avec ce dernier que dans l'angle axillaire à partir duquel il descend très obliquement, à travers le coussinet, pour se raccorder avec le périderme de la tige à un niveau bien inférieur à celui du liège de première année. De même que chez le *Robinia hispida* il coupe les faisceaux libéro-ligneux, sauf le liber scléreux contre lequel il s'incurve vers le bas (*ls*, fig. 86).

La portion du coussinet comprise entre le liège de première et celui de seconde année se lignifie (*s*, fig. 86).

CHAPITRE IX

Espèces se rapportant au type *Alnus glutinosa*

De même que le précédent, ce type est caractérisé par le fait que son coussinet renferme déjà, avant la chute de la feuille, une double lame cicatricielle, mais il s'en distingue en ce que la portion ligno-subéreuse de cette double couche est d'origine méristématique.

Presque toujours, dans les espèces qui possèdent de semblables couches cicatricielles au moment de la défoliation, la subérisation, dans la portion ligno-subéreuse qui est voisine du liège, envahit en dehors de la pellicule habituelle une portion plus ou moins grande du reste des parois cellulaires.

Espèces rapportées à ce type : *Betula pubescens, Ptelea trifoliata, Ailanthus glandulosa, Maclura aurantiaca, Tecoma radicans, Rhodotypos kerrioïdes, Cladrastris tinctoria, Gymnocladus canadensis.*

Betula pubescens Ehrh.

Le *Betula pubescens* diffère de l'*Alnus glutinosa* en ce que les recloisonnements de la portion ligno-subéreuse des couches cicatricielles y sont moins fréquents ; beaucoup de cellules de sa portion supérieure n'en possèdent même pas.

La couche lignifiée sus-cicatricielle est peu épaisse. Au-dessous de la couche séparatrice on trouve deux ou trois assises de parenchyme sacrifié.

Ptelea trifoliata L.

Le liège de la double lame de cicatrisation manque ordinairement, lors de la défoliation, dans la portion interne du coussinet voisine des faisceaux foliaires (fig. 89). Le parenchyme sacrifié comprend plusieurs assises de cellules.

De même que dans quelques espèces précédentes, le pétiole possède à sa base un renflement qui cache deux bourgeons axillaires et dont le bord supérieur s'appuie sur un bourrelet de la tige (fig. 89).

C'est un peu au-dessus de la région la plus rétrécie du pétiole que se différencie la couche séparatrice ; elle est formée par deux assises recloisonnées une ou deux fois préalablement.

Il existe sur la surface interne du renflement pétiolaire, en face des bourgeons, une couche sous épidermique (*cp*, fig. 89) formée de deux ou trois assises caractérisées par un protoplasme dense et de nombreux grains d'amidon. Cette couche, qui présente les mêmes caractères que la couche séparatrice, se trouve dans le prolongement de cette dernière, mais sans être absolument continue avec elle : il existe en effet, entre les deux couches, une courte interruption en face le bourgeon inférieur (*a*, fig. 89). La lignification sus-cicatricielle (*rs*) se produit, non-seulement au-dessus de la couche séparatrice, mais aussi au-dessus de l'assise spécialisée sous épidermique ; c'est elle qui, en venant en contact de l'épiderme en un certain point (*a*, fig. 89), interrompt la continuité des deux couches. Le décollement cellulaire qui amène la chute de la feuille ne se produit que dans la couche séparatrice et respecte l'assise spécialisée qui en est le prolongement, de sorte que, malgré cette ébauche de formation de lamelle pérulaire, les bourgeons sont mis à découvert après la défoliation (1).

Les poches sécrétrices, qui sont nombreuses dans le parenchyme cortical de la plante, sont moins fréquentes à la base du pétiole. Lorsque l'une de ces poches se trouve comprise dans la lame ligno-subéreuse, ses cellules épithéliales sont gagnées par la ligno-subéri-

(1) Dans un seul des nombreux échantillons que nous avons examinés, le décollement s'était étendu aussi dans l'assise spécialisée sous épidermique et avait laissé ainsi une très mince lamelle pérulaire au-dessus des bourgeons. Ce cas particulier vient à l'appui de l'opinion émise ci-dessus, d'après laquelle l'assise spécialisée représente, en réalité, un prolongement de la couche séparatrice.

sation. Quant au liège cicatriciel, il contourne ceux de ces appareils qu'il rencontre sur son parcours.

Ailanthus glandulosa Desf.

La double lame de cicatrisation, qui existe au moment de la chute de la feuille, a une direction presque parallèle à l'axe de la tige et est, par suite, très oblique sur celle du pétiole. Son épaisseur, qui est considérable, est en rapport avec la très large surface d'insertion de la feuille. Le liège y renferme de douze à quinze assises.

La couche séparatrice est constituée par deux ou trois rangs de cellules rarement recloisonnées au préalable.

La différenciation de la lame primaire de cicatrisation se fait de très bonne heure, vers le commencement d'août, et la ligno-subérisation s'y produit de l'extérieur vers l'intérieur du coussinet. Le liège n'apparaît au-dessous de la couche ligno-subéreuse que plus tardivement, vers le commencement de septembre.

Pendant la seconde année, le liège traverse les faisceaux en décrivant, vers la tige, une courbe très prononcée dont le sommet peut même atteindre, dans quelques coussinets, la région d'accollement des faisceaux foliaires au système libéro-ligneux caulinaire.

Tecoma radicans pr. sp. L.

La portion ligno-subéreuse de la couche cicatricielle est épaisse, son liège, au contraire, ne comprend que deux ou trois assises.

La couche séparatrice est placée au contact de la double lame de cicatrisation dans la portion interne du coussinet, et s'en écarte légèrement dans sa portion externe. Composée par une ou deux assises recloisonnées, trois, quatre et même cinq fois transversalement, elle est, par suite, très épaisse ; toutefois, le décollement ne s'y produit toujours qu'entre ses deux assises supérieures. La couche lignifiée sus-cicatricielle qui la surmonte est peu épaisse.

Pendant la seconde année il se forme, à travers le coussinet, à une certaine distance au-dessous du liège secondaire de première année et parallèlement à lui, une nouvelle couche de liège qui coupe les faisceaux. Le parenchyme compris entre les deux lièges reste cellulosique.

Rhodotypos kerrioïdes Sieb. et Zucc.

La double lame de cicatrisation que renferme cette espèce, au moment de la chute de la feuille, est peu épaisse. Sa portion ligno-subéreuse est fortement recloisonnée. Son liège, qui comprend cinq à sept assises de cellules est, contrairement à ce que nous avons indiqué dans les espèces précédentes, plus épais dans la région interne du coussinet et, souvent même, il n'atteint le bord externe de ce dernier qu'après la chute de la feuille.

La couche séparatrice ne montre aucun recloisonnement, et il ne se différencie pas de couche lignifiée au-dessus d'elle.

Cladrastris tinctoria Raf.

Chez le *Cladrastris tinctoria,* les bourgeons au nombre de quatre ou cinq, superposés et fortement serrés les uns contre les autres, sont complètement cachés dans une vaste cavité conique d'un renflement basilaire du pétiole. La couche séparatrice s'établit à la base de cette cavité de sorte que les bourgeons sont mis à découvert pendant l'hiver.

La double lame de cicatrisation est peu épaisse et très oblique sur la direction du pétiole. Son liège semble continuer presque directement le périderme de la tige comme chez l'*Æsculus Hippocastanum*, sa portion ligno-subéreuse ne comprend seulement que trois ou quatre assises.

Dans presque tous les cas précédents, la lignine gommeuse qui complète l'obstruction des vaisseaux commencée par les thylles ou même la remplace, n'apparaît que rarement avant la défoliation. Chez le *Cladrastris tinctoria*, cette obstruction par la lignine gommeuse est toujours, au contraire, un fait accompli au moment de la chute de la feuille, et cette substance s'y rencontre sur une longueur considérable du parcours des faisceaux, depuis une hauteur variable au-dessus de la couche séparatrice jusque dans le système libéro-ligneux caulinaire. Elle n'est jamais accompagnée que de thylles très rares ; mais, parmi ceux qui existent, au niveau de rentrée des faisceaux foliaires dans la

tige, il en est quelques-uns qui, déjà avant la chute de la feuille, ont acquis des parois scléreuses.

Autour des bourgeons recouverts par un épais feutrage de poils et si fortement pressés les uns contre les autres qu'ils paraissent extérieurement n'en former qu'un seul, la cicatrice foliaire forme un anneau plus ou moins ouvert du côté interne.

La cicatrice foliaire terminale d'une pousse en occupe le sommet, et le bourgeon terminal avorté est déjeté sur le côté.

Pendant la seconde année, il se forme une nouvelle couche de liège cicatriciel qui, de même que chez le *Tecoma radicans*, s'établit à une faible distance au-dessous de la première. C'est cette nouvelle couche qui traverse les faisceaux.

Gymnocladus canadensis Lamk.

La double lame de cicatrisation, qui existe au moment de la défoliation, est très épaisse, surtout sur le pourtour externe du coussinet et spécialement en face des faisceaux. Son liège comprend en moyenne de cinq à huit assises, tandis que sa portion ligno-subéreuse en renferme jusqu'à une vingtaine. Elle est, en outre, surmontée d'un parenchyme sacrifié épais en moyenne de quatre à huit rangs de cellules.

La couche séparatrice est composée de deux assises dont quelques cellules sont recloisonnées une seule fois.

Les couches cicatricielles et la couche séparatrice se relèvent en dôme pour traverser les faisceaux, de sorte que, après la chute de la feuille, la cicatrice foliaire paraît mamelonnée.

A l'époque de la défoliation, c'est surtout dans les vaisseaux spiralés que les thylles sont le plus nombreux ; d'autre part, la lignine gommeuse a souvent fait son apparition dans les vaisseaux secondaires au niveau des couches de cicatrisation.

C'est de très bonne heure, au mois de juillet, et sur le pourtour externe du coussinet, que débute la ligno-subérisation des tissus parenchymateux de ce dernier. Ordinairement, le liège secondaire apparaît au-dessous de la lame ligno-subéreuse à mesure que celle-ci progresse à travers la base de la feuille ; quelquefois, cependant, il ne se forme qu'après son développement complet.

Vers la fin d'août, la double lame cicatricielle existe déjà telle qu'on

la trouve au moment de la défoliation. Ce n'est que quelque temps avant cette époque, vers le commencement d'octobre, que se différencie la couche séparatrice et la couche lignifiée sus-cicatricielle qui, dans cette espèce, est peu épaisse.

Pendant la seconde année, il se forme une nouvelle couche de liège cicatriciel qui double la précédente dans la région interne du coussinet, mais qui s'en éloigne dans sa région externe et descend très obliquement se raccorder avec le périderme de la tige plus bas que le liège de l'année précédente (*lic*$_2$, fig. 90). C'est cette couche de seconde année qui traverse les faisceaux, sans réussir, toutefois, à couper leur liber scléreux contre le pourtour duquel elle vient buter.

Lorsque le bourgeon axillaire avorte et se détruit, il se forme au-dessous de sa cicatrice un liège qui se raccorde avec la couche de seconde année du coussinet foliaire un peu au-dessous de l'angle axillaire (fig. 90).

MACLURA AURANTIACA Nutt.

Dans cette espèce la lame de cicatrisation, qui existe au moment de la chute, n'est pas double dans toute son étendue. Le liège, en effet, ne s'y observe que dans le parenchyme cortical externe (*lic*, fig. 87), et la lame ligno-subéreuse seule cicatrise le parenchyme cortical interne.

La portion des couches cicatricielles qui, dans le parenchyme cortical externe surmonte le liège secondaire, présente une disposition spéciale dont nous n'avons trouvé aucun autre exemple parmi les nombreuses espèces étudiées. Elle renferme en effet, au contact du liège cicatriciel, une région qui est constituée presque entièrement par un sclérenchyme (1) à parois très épaisses et ponctuées (*s*, fig. 88). Ce dernier forme une tranche de moins en moins épaisse de l'extérieur du coussinet vers les faisceaux (*s*, fig. 87). Le reste de la lame primaire de cicatrisation, dans ses parties qui confinent à la couche séparatrice et à l'épiderme du coussinet, est normalement ligno-subérisée (*ss*, fig. 88). Ajoutons qu'il existe souvent, dans l'intérieur du sclérenchyme, de rares cellules isolées qui conservent

(1) Ce sclérenchyme à parois très épaisses, formant une partie de la lame de cicatrisation, rappelle celui qui, d'après BRETTFELD (*Ueber Vernarbung und Blattfall*, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XII, p. 133) constitue en entier les couches cicatricielles de la plupart des Monocotylédones.

des parois minces (*a*, fig. 88.) Quoique complètement plongées dans le sclérenchyme et isolées du foyer de différenciation ligno-subéreuse, ces cellules n'en subissent pas moins cette différenciation ; aussi possèdent-elles une pellicule subéreuse à leur intérieur.

C'est vers le début de septembre que la lame de cicatrisation commence à se former. L'épaississement et la lignification des parois, dans sa portion sclérenchymateuse, sont contemporains de la différenciation ligno-subéreuse. La mince lame de liège sous-jacente s'établit après la complète différenciation de ce sclérenchyme.

C'est pendant la seconde année que la couche de liège cicatriciel se complète en traversant les faisceaux et la portion interne du coussinet.

Les nombreux laticifères rameux de la plante se cicatrisent, de la même façon que ceux du *Morus nigra*, par des cloisons en doigt de gant (*cl*, fig. 88). Ils ne modifient pas la nature de leurs parois en traversant le sclérenchyme; en outre, ils sont brisés par le liège, dont la continuité s'établit au point de rupture entre leurs extrémités.

CHAPITRE X

Espèces se rapportant au type *Spiræa opulifolia*

Nous rappelons que, chez le *Spiræa opulifolia*, le périderme est profondément situé. C'est en effet au contact du liber qu'il s'établit, non seulement dans la tige, mais aussi dans le coussinet dans lequel il se replie même autour des faisceaux en formant un véritable manchon. Le liège cicatriciel s'établit à l'intérieur de ce manchon péridermique près de sa base ; par suite, il ne traverse que les faisceaux ; le parenchyme cortical du coussinet est sacrifié dans son entier aussi bien que celui de la tige.

Toutes les espèces que nous avons résumées dans ce chapitre présentent, elles aussi, un périderme profond et des particularités de cicatrisation en rapport avec cette position.

Potentilla fruticosa L.

Le pétiole possède, dans la région d'attache des deux stipules, bien au-dessus de son insertion, une articulation marquée par un étranglement circulaire (*P*, fig. 91). Au niveau de cet étranglement les cellules du parenchyme cortical sont très petites, et le passage de cette région au pétiole et au coussinet qui possèdent des cellules plus larges, se fait graduellement, quoique rapidement.

Au-dessous de l'articulation, le coussinet s'élargit d'abord en massue, puis il s'étale en s'aplatissant autour du bourgeon axillaire et de la tige, de telle façon que sa base enveloppe presque complètement l'ensemble de ces deux organes.

Le système libéro-ligneux foliaire qui, dans le pétiole, forme un gros

cordon médian accompagné de deux petits faisceaux latéraux, se réduit à une seule masse au voisinage de l'articulation et présente en outre, en face de celles-ci, un étranglement très prononcé. Plus bas il reprend son volume normal et se sépare de nouveau en trois faisceaux dont le parcours est marqué extérieurement par trois crêtes qui donnent un aspect pyramidal au coussinet.

Le périderme de la tige est situé profondément, plus profondément même que chez le *Spiræa opulifolia*, puisqu'il se trouve entre le liber scléreux et le liber mou. Il est sérié (1), c'est-à-dire qu'il possède des assises cellulosiques séparées de place en place par une assise subérisée. Il forme, de même que chez le *Spiræa*, un manchon qui entoure les faisceaux dans la moitié inférieure du coussinet (*mp*, fig. 91).

C'est à l'extrémité du long coussinet, au niveau de l'articulation de la feuille, que, peu de temps avant la défoliation, se forme la couche séparatrice. Elle est constituée par deux ou trois rangs des petites cellules de cette région et il ne se produit, avant la chute, ni au-dessus ni au-dessous d'elle, aucune réaction des tissus.

Après la défoliation, une légère lignification s'établit dans le parenchyme cortical du coussinet. Cette lignification n'est d'ailleurs pas localisée immédiatement au-dessous de la blessure ; elle se produit sur toute la longueur du coussinet, mais surtout au voisinage des faisceaux.

Quant à la ligno-subérisation, elle n'intéresse que les éléments vivants des faisceaux. De plus, cette modification, ainsi que le dépôt de lignine gommeuse dans les vaisseaux, ne se produit, comme chez le *Spiræa*, qu'à l'intérieur du manchon péridermique (*g* et g_1, fig. 91, indique la limite du dépôt de cette matière).

Pendant la seconde année, les modifications qui s'opèrent dans le coussinet foliaire sont les mêmes que chez le *Spiræa opulifolia*. Le liège cicatriciel qui, de même aussi, traverse uniquement les faisceaux à la base de leur manchon péridermique, n'est pas sérié, c'est un liège d'occlusion dont les cellules sont toutes subéreuses.

(1) D'après H. Douliot (*Recherches sur le périderme*, Ann. des Sc. nat. Bot., 7ᵉ série, T. X, 1889, p. 135), le périderme des Potentillées ne serait jamais sérié ; probablement cet auteur n'a pas étudié notre espèce.

Caragana altagana Poir.

La constitution de la base du pétiole est la même que chez le *Potentilla fruticosa*. Le manchon péridermique des faisceaux y occupe une position identique (*mp*, fig. 94).

Mais chez le *C. altagana*, il se différencie, avant la chute de la feuille, une couche lignifiée peu épaisse (*rs*, fig. 94) au-dessus de la couche séparatrice. En outre, la lignification que nous avons vue ne se produire, dans le parenchyme cortical du *Potentilla fruticosa*, qu'après la chute de la feuille, se montre ici avant cette chute (*s*, fig. 94). La limite supérieure des tissus ainsi lignifiés est très nette ; au-dessus d'elle existe une couche peu épaisse de parenchyme sacrifié.

Les modifications qui suivent la chute des feuilles rappellent celles du *Spiræa opulifolia*.

Calophaca volgarica Fisch.

Cette espèce, de même que les précédentes, possède une articulation (fig. 92) à l'extrémité d'un assez long coussinet. Le périderme n'est toutefois pas situé si profondément. Dans la tige, il entoure le cylindre central en passant à une faible distance des massifs isolés de liber scléreux ; dans la base du coussinet il se rapproche de ce liber scléreux, puis vient même à son contact en formant, autour des faisceaux, des manchons péridermiques (*mp*, fig. 92). Ces derniers remontent très haut, presque jusqu'au voisinage immédiat de l'articulation du pétiole, et souvent même ils s'élargissent du côté interne, au-dessous du parenchyme sacrifié, en s'écartant un peu des faisceaux.

Dans la région voisine de l'articulation, là où les trois faisceaux rentrants sont accolés, ils ne sont plus entourés que par un seul manchon péridermique qui résulte de la fusion des trois précédents (*mp*, fig. 93). Deux petits faisceaux stipulaires se trouvent également à ce même niveau (*fst*, fig. 93), ils se réunissent aux faisceaux rentrants latéraux de la feuille un peu au-dessus de la base du coussinet ; ces deux faisceaux ne possèdent pas de manchon péridermique.

Les modifications anatomiques qui précèdent et suivent la chute des feuilles sont les mêmes que chez le *Caragana altagana*.

Symphoricarpos racemosus Michx

Ainsi que chez le *Spiræa opulifolia,* le pétiole ne montre aucune articulation, mais le manchon péridermique des faisceaux y est plus court.

Dans la feuille, le parenchyme cortical du coussinet présente des parois très épaisses et ponctuées mais qui restent entièrement cellulosiques. (1) Au-dessus du coussinet il fait place assez brusquement à un tissu dont les parois sont minces, et c'est au niveau de transition, dans les premières assises à parois minces, et sans qu'il s'y produise de recloisonnement préalable, que s'établit la couche séparatrice peu de temps avant la chute de la feuille.

Antérieurement à la formation de cette couche et de très bonne heure s'était différenciée, au-dessous d'elle, une couche ligno-subéreuse aux dépens des cellules du tissu à parois très épaisses. Dans les faisceaux la ligno-subérisation ne se produit qu'après la chute ; elle s'établit depuis la surface de la blessure jusqu'à la base des manchons péridermiques.

Philadelphus coronarius L.

Le pétiole porte à sa base et sur sa face interne un renflement peu apparent dans lequel se trouve logé le bourgeon axillaire (*B,* fig. 95). En outre il montre, un peu au-dessous de son insertion, une articulation signalée par un sillon circulaire peu visible qui passe sur le renflement au-dessus du bourgeon. Une coupe longitudinale montre, au niveau de ce sillon, une couche de deux ou trois assises de cellules petites, plates, à parois minces, nettement différentes des cellules du coussinet et du pétiole et rappelant celles que nous avons représentées chez l'*Azalea sinensis* (*art*, fig. 99). Cette couche, spécialisée de très bonne heure, à la base de la feuille adulte, traverse tout le pétiole en formant une ligne brisée à angle tourné vers le haut. C'est elle qui, sans autre modification ultérieure, constituera la couche séparatrice. Au-dessus d'elle, à l'automne, aucune couche lignifiée sus-cicatricielle ne se différencie.

(1) Il est à remarquer que le parenchyme cortical de la tige au-dessous du coussinet offre le même aspect, mais qu'il est en outre fortement lignifié.

De même que chez le *Symphoricarpos racemosus*, le manchon péridermique des faisceaux reste court (*mp*, fig. 95) ; de même aussi la couche ligno-subéreuse se différencie de très bonne heure, vers le mois d'août. Celle-ci, qui est contiguë à la couche séparatrice, s'étend, par conséquent, contre le bord interne du renflement pétiolaire jusqu'au-dessus du bourgeon (*lr*, fig. 95). Il en résulte, après la chute de la feuille, une lamelle pérulaire qui recouvre ce dernier à la façon d'un éteignoir et donne un aspect conique à la surface de la cicatrice (*bc*, fig. 96). Plus tard, sous l'influence de l'accroissement diamétral de la tige ou de l'allongement du bourgeon en pousse, cette lamelle se brise régulièrement en trois parties.

La traversée des faisceaux par le liège de seconde année se fait de la même façon que chez le *Spiræa opulifolia*.

Chletra alnifolia L.

Cette espèce se rapproche encore du type *Spiræa* par la position profonde de son périderme dans la tige et dans le coussinet foliaire, mais la couche séparatrice s'y produit excessivement près de l'insertion de la feuille et presque parallèlement à la surface de la tige (*cs*, fig. 97), de telle sorte que le coussinet y est remarquablement court. Il résulte de cette disposition que le manchon péridermique des faisceaux y est à peine indiqué.

La couche lignifiée sus-cicatricielle fait défaut dans cette espèce ; quant à la couche ligno-subéreuse, elle n'existe seulement que dans la région interne du coussinet (*ss*, fig. 97) et, par sa face inférieure, elle arrive au contact même du périderme.

Parmi les cellules cristallifères peu nombreuses qui se trouvent dans le parenchyme cortical du coussinet, celles qui sont comprises dans la portion ligno-subéreuse subissent seulement la lignification, mais alors, leur cavité se remplit souvent de lignine gommeuse autour du cristal, ainsi que nous l'avons décrit pour l'*Amorpha fruticosa*.

Après la chute de la feuille le coussinet ne subit d'autres modifications, pendant la première année, que la ligno-subérisation des éléments vivants des faisceaux et le dépôt de lignine gommeuse dans les vaisseaux. Pendant la seconde année, le liège cicatriciel se forme à

travers les faisceaux et ferme le manchon, ainsi que chez le *Spiræa opulifolia*.

Azalea sinensis Lood.

Le pétiole présente, très près de son insertion, une articulation marquée par un sillon circulaire peu visible. A ce niveau les cellules, avant même que le pétiole ne soit arrivé à son complet développement, sont nettement différenciées de celles du pétiole et du coussinet par leur taille petite, le peu d'épaisseur de leurs parois et leur forme plate (*art*, fig. 99). C'est aux dépens des deux ou trois assises de ce tissu spécialisé que la couche séparatrice se formera à l'automne (*cs*, fig. 98.)

De même que chez le *Diospyros virginiana*, la dissolution des parois de la couche séparatrice, qui provoque la déhiscence de la feuille, porte seulement sur leur membrane primaire.

La couche séparatrice est, comme chez le *Chletra alnifolia*, très rapprochée de la surface de la tige qu'elle continue presque. Aussi le périderme qui est profond et situé au contact du liber s'interrompt-il autour des faisceaux, à la base du coussinet, sans former de manchon. De même encore que chez le *Chletra alnifolia*, il existe, avant la chute, une mince lame ligno-subéreuse, mais celle-ci s'étend dans toute la largeur du coussinet (*ss*, fig. 98) ; située également contre la couche séparatrice, elle n'est en contact avec le périderme que dans sa région interne et en face des faisceaux seulement. Enfin c'est également pendant la seconde année seulement que le liège cicatriciel traverse les faisceaux.

Ribes nigrum L. et Deutzia scabra Thumb.

Sauf l'absence d'articulation à la base de la feuille, ces deux espèces rappellent l'*Azalea sinensis*. Toutefois, la lame ligno-subéreuse n'existe que dans le parenchyme cortical externe, le périderme se trouvant au contact de la couche séparatrice dans le parenchyme cortical interne.

CHAPITRE XI

Espèces se rapportant au type *Hamamelis virginiana*

Nous rappelons que les caractères distinctifs de ce type consistent en ce que les couches cicatricielles de première année sont enlevées, pendant la seconde, grâce à un *rafraîchissement de cicatrisation* provoqué par la formation d'une nouvelle couche séparatrice. C'est en outre à lui qu'il faut rattacher le cas des *feuilles marcescentes* dont la chute est provoquée par un semblable rafraîchissement.

Nous avons donc réuni ici les quelques espèces possédant ces deux caractères ou l'un des deux seulement.

Parrotia persica A. M.

La chute des feuilles et la cicatrisation de la plaie s'effectuent de la même façon que chez l'*H. virginiana*.

Pendant la seconde année, le rafraîchissement de cicatrisation, qui d'ailleurs s'effectue lui aussi de la même façon, apparaît plus tôt que dans cette dernière espèce, dès la fin de février et dans le courant de mars. Nous avons remarqué de plus que, dans cette espèce, il s'opérait plus rapidement dans les coussinets au-dessus desquels se développait un bourgeon floral, quoique le développement de ce bourgeon ne brisât pas le coussinet. Peut-être la cause en est elle due à ce que la circulation et l'apport des matières nutritives étant plus considérables dans le voisinage des bourgeons ainsi développés, il en résulte, pour la couche séparatrice de rafraîchissement, une différenciation plus rapide.

Les rares feuilles marcescentes que l'on rencontre quelquefois chez

le *Parrotia persica* présentent le même processus de cicatrisation et de chute que celles de l'*Hamamelis virginiana*.

Sorbus aucuparia L., S. aria Crantz. et S. hybrida L.

Les phénomènes qui précèdent et suivent la chute des feuilles pendant la première année, rappellent ceux de l'*Hamamelis virginiana*. Toutefois la couche séparatrice présente une surface brisée au niveau des faisceaux à la façon de celle du *Spiræa opulifolia* (*cs*, fig. 51). En outre, elle s'établit à une distance de l'angle axillaire variable avec la position que la feuille occupe sur la pousse. Pour celles du sommet, cette distance peut atteindre jusqu'à quatre millimètres, tandis que pour celles de la base elle peut se réduire à moins d'un millimètre. Les coussinets sont donc de longueurs très variables suivant les feuilles (fig. 100 et 101).

La couche ligno-subéreuse, qui ne se forme qu'après la chute au voisinage de la blessure, présente une lignification et une subérisation peu intenses ; elle est de plus peu épaisse. Dans quelques cas, on remarque avant l'hiver un commencement de formation du liège cicatriciel, au-dessous et contre la couche ligno-subéreuse.

Les modifications qui s'accomplissent dans les coussinets foliaires, pendant la seconde année, rappellent celles que nous avons signalées chez l'*Hamamelis virginiana*. La couche séparatrice de rafraîchissement se produit toujours tout-à-fait à la base du coussinet, et par conséquent souvent loin de la première lame cicatricielle (cs_2, fig. 100 et 101). Elle se forme de la même façon que celle de la chute automnale des feuilles dans cette même espèce, c'est-à-dire par recloisonnement transversal d'une assise de cellules ; toutefois, sa surface est parfaitement plane. On voit ensuite se produire, au-dessus d'elle, dans le tissu mou du coussinet, une couche lignifiée analogue à la couche lignifiée sus-cicatricielle que nous avons signalée au-dessus des couches séparatrices automnales de la plupart des feuilles (*rsc*, fig. 100). Cette couche se différencie même dans les coussinets peu allongés dont le tissu vivant, au-dessus de la couche séparatrice de rafraîchissement, ne compte pas plus de quatre ou cinq assises cellulaires (*rsc*, fig. 101).

La déhiscence, à l'intérieur de la couche séparatrice, se produit ordinairement d'abord dans la région médiane du coussinet, plus rarement

dans ses parties latérales. Dans tous les cas cette déhiscence et le rafraîchissement de cicatrisation qui en résulte, se font progressivement et lentement pendant la seconde année. Ces phénomènes ont pour résultat de remplacer la première cicatrice par une autre qui est beaucoup plus rapprochée de la tige.

La cicatrisation de la nouvelle blessure s'effectue de la même façon que celle de l'*Hamamelis virginiana*.

Chez les *Sorbus* étudiés, la marcescence des feuilles ne se produit pas.

Quercus hispanica L. et Q. pedunculata Ehrh.

Il existe, chez ces deux espèces, beaucoup plus de feuilles marcescentes que de feuilles caduques. Les transformations qui s'opèrent dans les coussinets de ces deux sortes de feuilles pendant la première année, sont les mêmes que chez l'*Hamamelis virginiana ;* toutefois, le plus souvent, les feuilles marcescentes ne montrent aucune trace de couche séparatrice automnale à leur base.

Par contre, pendant la seconde année, le rafraîchissement de cicatrisation ne se produit que dans les coussinets des feuilles marcescentes, tandis que dans les autres ce n'est qu'exceptionnellement qu'on l'y trouve ébauché.

La base du pétiole, surtout chez le *Quercus pedunculata*, renferme des sclérites isolés ou des groupes de sclérites. Ceux-ci ne subissent aucune modification lorsqu'ils sont compris à l'intérieur de la couche ligno-subéreuse (1).

(1) Ce sont certainement ces sclérites que Lédeganck (K.) (*Recherches histo-chimiques sur la chute automnale des feuilles*, B. de la Soc. roy. bot. de Belgique, T. X, 1872) cite dans le *Q. Robur* comme exemple de subérification diffuse. Voici d'ailleurs ce qu'il en dit (p. 158) : « Dans le parenchyme vert on voit, disséminés, quelques points transparents qui indiquent l'existence d'une ou plusieurs cellules à parois épaisses dont la cavité est presqu'entièrement oblitérée » et plus loin, à propos de ces mêmes cellules (p. 159) : « L'emploi du réactif iodé sulfurique donne la même teinte aux cellules épaissies disséminées dans le parenchyme et à la couche du périderme ; de sorte que, sans préjuger en rien sur leurs fonctions physiologiques ou sur l'origine de ces cellules, nous pouvons considérer l'épaississement de leurs parois comme résultant d'un dépôt d'une matière subéreuse à l'intérieur de leur cavité, formation qui remplace le périderme stratifié, tel que nous l'avons observé jusqu'ici. » L'emploi des réactifs différentiels de la lignine et de la subérine, tels que la Phloroglucine et la teinture d'Alcanna, etc., nous a démontré que les épaisses parois de ces éléments ne sont nullement subéreuses, mais simplement lignifiées.

Cornus mas L.

La chute de la feuille et la cicatrisation de la plaie, pendant la première année, présentent tous les caractères de celle du type *Paulownia imperialis*.

Le coussinet foliaire est plus ou moins allongé comme celui des *Sorbus* et les modifications qui se produisent dans leur base, pendant la seconde année, y présentent aussi les mêmes caractères ; mais le rafraîchissement de cicatrisation s'y établit plus tôt à l'époque de la floraison qui, on le sait, est très précoce. En outre, dans les coussinets de la base des pousses, il arrive souvent que la couche lignifiée sus-cicatricielle vient à manquer en raison de ce fait que la couche séparatrice de rafraîchissement s'installe au contact de la première lame cicatricielle dont la base est au niveau de l'angle axillaire.

Cornus sanguinea L.

Chez cette espèce, la couche ligno-subéreuse de première année ressemble à celle du type *Diospyros virginiana* et se produit comme elle avant la chute de la feuille.

Le rafraîchissement de cicatrisation et les modifications qui le suivent sont les mêmes que chez le *C. mas* ; toutefois, au-dessous du liège cicatriciel fermant la nouvelle blessure, il se produit souvent un phelloderme parenchymateux d'une épaisseur moyenne de cinq à six assises.

Cotoneaster melanocarpa Lood.

Le *Cotoneaster melanocarpa* montre les mêmes variations du type *Hamamelis* que les *Sorbus*, mais le rafraîchissement de cicatrisation s'y effectue moins régulièrement, et la couche séparatrice qui le provoque, au lieu de s'établir tout-à-fait à la base du coussinet, se forme entre elle et la première lame de cicatrisation. De plus, elle ne traverse pas toujours les faisceaux, surtout le faisceau médian, de telle sorte que ces derniers ne se brisent que lentement et que le rafraîchissement se produit plus ou moins tardivement, quelquefois seulement pendant la

troisième année. Il en résulte encore que l'achèvement de la nouvelle couche cicatricielle précède presque toujours la chute des premières (*lic*$_2$ et *ss*$_2$, fig. 102).

La couche cicatricielle définitive comprend une lame ligno-subéreuse assez épaisse qui s'étend jusqu'à la base du coussinet et un liège secondaire qui la double.

Quelquefois, la première couche séparatrice de rafraîchissement ne se développe qu'incomplètement ; il s'en forme alors une seconde qui est complète et plus inférieure. Au-dessus de chacune d'elles, il se différencie une mince couche lignifiée. Quant à la double lame de cicatrisation définitive, elle s'établit alors au-dessous de la couche séparatrice la plus inférieure, c'est-à-dire au-dessous de celle qui produira le rafraîchissement.

Carpinus Betulus L.

Cette espèce possède des feuilles caduques et des feuilles marcescentes. Les transformations qui s'opèrent à la base des premières rappellent celles de l'*Hamamelis virginiana*, la couche lignifiée suscicatricielle y est toutefois plus épaisse et comprend environ de six à huit assises de cellules.

Le rafraîchissement de cicatrisation se fait par un procédé un peu différent de celui que nous avons décrit jusqu'ici.

Au commencement de la seconde année, il se développe un liège cicatriciel au-dessous et contre la couche ligno-subéreuse de première année ; mais, les premières assises formées par sa zone génératrice. au lieu de rester plates et de se subériser comme les assises suivantes, *s'allongent beaucoup dans le sens longitudinal, leurs parois restant cellulosiques et devenant, en outre, très minces et très fragiles* (*a*, fig. 103), Ce sont ces assises délicates qui jouent le rôle de couche séparatrice de rafraîchissement et la déhiscence s'y produit, de l'extérieur du coussinet vers l'intérieur, par rupture de leurs parois, suivant le procédé employé par la couche séparatrice automnale de la feuille d'*Aristolochia Sipho*. Le détachement des premières couches cicatricielles s'effectue très lentement pendant toute la seconde année et ne se termine souvent que pendant la troisième. L'accroissement du liège cicatriciel (*lic*, fig. 103), au-dessous de la nouvelle surface de déhiscence,

est d'ailleurs indépendant de la plus ou moins grande rapidité du rafraîchissement.

Sauf l'absence de la couche séparatrice antomnale, les modifications qui apparaissent dans les coussinets des feuilles marcescentes, sont les mêmes que celles que nous venons de décrire dans ceux des feuilles caduques. Toutefois, la couche ligno-subéreuse de première année y apparaît plus tardivement et à mesure que les feuilles meurent. En outre, le rafraîchissement de cicatrisation, qui provoque en même temps la chute de la feuille marcescente, s'y produit plus rapidement, le jeu de la couche séparatrice étant aidé par le poids de la feuille et l'action du vent.

Fagus sylvatica L.

Chez le *Fagus sylvatica* les transformations qui s'effectuent dans la base des feuilles caduques et dans les feuilles marcescentes rappellent celles du *Carpinus Betulus* avec cette différence, qu'à la base des feuilles caduques, la lame ligno-subéreuse se différencie avant la chute de la feuille.

Staphyllea trifoliata L.

Cette espèce n'a pas de feuilles marcescentes. De même que chez le *Carpinus Betulus* les premières assises du liège cicatriciel de seconde année restent cellulosiques, mais leurs cellules ne s'allongent pas autant dans le sens longitudinal. Les ruptures qui y déterminent le rafraîchissement de cicatrisation se produisent de la même manière ; elles le font toutefois, plus lentement, pendant les années suivantes.

Ajoutons que, quelquefois, le rafraîchissement de cicatrisation ne se produit pas parce que, dans ce cas, les premières assises du liège cicatriciel se sont subérisées comme les autres.

Staphyllea pinnata L.

Les conditions dans lesquelles s'établit le rafraîchissement de cicatrisation du *S. pinnata* sont à peu près les mêmes que chez le *S. tri-*

foliata ; elles ne se produisent, toutefois, que d'une façon très inconstante et très incomplète. Ce n'est en effet, que très rarement, et seulement dans les parties latérales du coussinet, que les premières assises du liège cicatriciel peuvent demeurer cellulosiques. Il en résulte que le décollement, lorsqu'il s'effectue, reste local et que le rafraîchissement de cicatrisation n'est jamais général.

RESUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

Il y a lieu de considérer, dans l'étude du phénomène de la chute des feuilles, deux sortes de faits : le détachement de l'organe et la cicatrisation de la plaie.

Détachement de la feuille

Couche séparatrice. — Le détachement de la feuille est produit par le mécanisme d'une couche spéciale, la *couche séparatrice,* laquelle existe dans tous les cas et se différencie ordinairement peu de temps avant la défoliation.

Cette couche s'établit le plus souvent à quelque distance au-dessus de l'angle axillaire de la feuille, rarement presque au niveau de cet angle (*Ribes nigrum, Deutzia scabra, Azalea sinensis,* etc.) ou à une grande distance au-dessus de lui (*Sorbus, Cotoneaster melanocarpa, Calophaca volgarica*, etc.).

En règle générale, les tissus durs sont notablement réduits à la base des pétioles, dans la région où s'établira la couche séparatrice. Les parois y sont moins épaisses et *les seuls éléments lignifiés que l'on y trouve sont les vaisseaux ligneux.* Fréquemment, en outre, le système libéro-ligneux tout entier y est plus ou moins étranglé (*Aristolochia Sipho, Potentilla fruticosa, Caragana altagana,* etc.).

La couche séparatrice est ordinairement sensiblement perpendiculaire à l'axe du pétiole, mais elle peut aussi être très oblique sur cet axe et presque parallèle à celui de la tige (*Æsculus, Deutzia scabra, Ribes nigrum*, etc.). Dans la majorité des cas elle présente une surface plane. Il y a cependant des exceptions : elle est parfois plus ou moins concave vers la tige (*Rhus Coriaria, Xanthoxylon fraxineum*, etc.); chez les *Sorbus* et le *Spiræa opulifolia*, elle forme une surface brisée dont

l'angle est au contraire tourné vers le haut. Qu'elle soit plane ou non, presque toujours elle se relève un peu en traversant les faisceaux foliaires, de sorte que, après la défoliation, les cicatricules fasciculaires se montrent légèrement en relief. Ce relèvement prend une importance exagérée au niveau des faisceaux externes du *Catalpa bignonioïdes*, chez lequel les cicatricules de ces faisceaux forment par suite, sur la cicatrice, une ou plusieurs dents coniques. Chez le *Gymnocladus canadensis*, un relèvement un peu moins accentué fait paraître la surface de la cicatrice mamelonnée.

La couche séparatrice se distingue toujours des tissus voisins en ce qu'elle présente les caractères d'un tissu fortement végétatif. *Le protoplasme y est plus dense, l'amidon plus abondant et la turgescence cellulaire plus forte.*

Contrairement à l'opinion admise jusqu'à ce jour, *elle n'est pas toujours d'origine méristématique*, c'est-à-dire formée par un recloisonnement cellulaire. Il existe en effet beaucoup d'espèces chez lesquelles elle est constituée par des cellules non recloisonnées (*Aristolochia Sipho, Amorpha fruticosa, Æsculus Hippocastanum, Forsythia suspensa,* etc.). D'autres fois, elle n'est formée qu'en partie seulement par recloisonnement cellulaire (*Gymnocladus canadensis, Alnus glutinosa, Rhus Coriaria,* etc.). Cependant il est en effet des espèces, chez lesquelles elle dérive toute entière d'une division de cellules (*Morus nigra, M. alba, Viburnum Opulus, V. Lentago,* etc.). Dans ce dernier cas, le nombre des recloisonnements est très variable ; il est généralement de deux ou trois par cellule, mais il peut atteindre jusqu'à quatre ou cinq (*Paulownia imperialis, Morus nigra*, etc.) et même jusqu'à huit ou neuf (*Spiræa opulifolia*).

Ordinairement, quand la couche séparatrice dérive ainsi de recloisonnements cellulaires, ces derniers sont orientés à peu près régulièrement et parallèlement à la direction de la couche s'ils sont peu nombreux ; dans le cas contraire, leur orientation est très irrégulière.

La couche séparatrice traverse les faisceaux foliaires en empruntant leurs cellules parenchymateuses et en ne respectant que les vaisseaux ligneux et les tubes criblés. Lorsqu'elle est d'origine méristématique, les recloisonnements y sont moins nombreux qu'ailleurs et orientés plus régulièrement.

Il est rare que la couche séparatrice ne soit formée que par une seule

assise de cellules (*Aristolochia Sipho*), elle en renferme le plus souvent deux ou trois lorsqu'elle est formée sans recloisonnement cellulaire préalable, et un plus grand nombre dans le cas contraire. Dans quelques espèces son épaisseur n'est pas égale en tous les points ; ainsi, elle peut comprendre plusieurs assises dans toute la région externe du pétiole et une seulement dans sa région interne (*Alnus glutinosa, Rhus Cotinus,* etc.).

Il n'existe ordinairement rien à la base de la feuille adulte qui indique la position future de la couche séparatrice automnale. Dans quelques cas cependant, la feuille possède à sa base une articulation marquée par un étranglement circulaire, ou un sillon au niveau duquel les cellules du parenchyme sont très petites et passent *graduellement*, quoique *rapidement*, à celles de plus grande taille du pétiole et du coussinet. C'est alors à travers cette articulation, et généralement aux dépens de sa région la plus étranglée, que se différencie la couche séparatrice (*Hippophaë rhamnoïdes, Cratægus monogyna, Caragana altagana*, etc.). Chez le *Diospyros virginiana,* les *Syringa*, l'*Azalea sinensis*, etc., on observe une particularité de même nature, mais plus accusée encore. La couche de petites cellules qui se trouve au niveau de l'articulation ne comprend que trois ou quatre assises qui séparent *nettement* et *brusquement* la feuille de son coussinet. C'est cette couche toute entière, déjà indiquée avant le complet développement de la feuille, qui, à l'automne, se transforme en couche séparatrice, rappelant ainsi ce que Brettfeld a décrit chez les monocotylédones.

Mécanisme du détachement des feuilles. — Le détachement de la feuille est produit, sauf dans quelques cas particuliers dont nous reparlerons plus loin, *par un* décollement *des cellules se produisant à l'intérieur de la couche séparatrice.* Pour cela, les parois cellulaires s'y transforment en un mucilage pecto-cellulosique, surtout cellulosique, cette modification portant ordinairement sur toute la paroi à l'exception d'une mince couche voisine des cavités cellulaires. *La portion mucilagineuse se gonfle d'abord légèrement, surtout dans les assises supérieures de la couche, puis, finalement,* se dissout sous l'action des sucs cellulaires, *dans les cellules qui devront border la surface de déhiscence.* Ces cellules de bordure s'isolent ainsi les unes des autres, leur protoplasme n'étant plus dès lors enveloppé que par la mince couche non modifiée des parois primitives.

L'importance de la portion mucilagineuse des parois varie avec l'épaisseur de ces dernières ; elle est ordinairement très faible quand la couche séparatrice, dérivant d'un recloisonnement cellulaire, ne possède que des parois minces. Dans quelques cas cependant (*Forsythia suspensa, Diospyros virginiana,* etc.), bien que les parois présentent une certaine épaisseur, le mucilage est peu développé parce que c'est la membrane primaire des cellules qui seule se dissout.

Généralement le décollement se produit à l'intérieur de la couche séparatrice d'une façon assez régulière entre deux assises de sa région supérieure et de manière que la majorité des cellules de la couche reste attachée au coussinet.

Ce décollement ayant produit une fente à travers la base de la feuille, celle-ci tomberait sous l'action de son propre poids si elle n'était encore retenue par les vaisseaux et les tubes criblés, mais ces dernières résistances sont bientôt brisées sous l'influence des phénomènes suivants. De chaque côté de la surface de déhiscence, les cellules de bordure s'accroissent longitudinalement en sens contraire en pressant les unes sur les autres, de manière à écarter la feuille de son coussinet. Les éléments résistants des faisceaux, ne pouvant suivre cet accroissement, subissent une traction de plus en plus forte qui les brise et la feuille, n'étant plus alors retenue par rien, tombe sous l'influence de son propre poids.

Lorsque la couche séparatrice est constituée par plus de deux assises, toutes ses cellules interviennent pour provoquer ainsi la rupture des derniers éléments des faisceaux. Toutes, en effet, se gonflent plus ou moins ; elles provoquent de la sorte, et avant même que le décollement ne s'effectue, *un épaississement notable de la couche toute entière* et interviennent par suite d'une façon sensible pour écarter le pétiole de son coussinet.

Dans la majorité des cas, la déhiscence progresse de l'extérieur vers l'intérieur du pétiole ; plus rarement elle suit l'ordre inverse (*Kœlreuteria paniculata, Gymnocladus canadensis,* etc.) ; quelquefois elle commence en plusieurs points de la couche à la fois (*Paulownia imperialis, Hamamelis virginiana, Catalpa bignonioïdes,* etc.).

Si, comme nous l'avons dit plus haut, la couche séparatrice et le poids de la feuille sont capables à eux seuls d'amener la défoliation, il est juste d'ajouter que *le vent et la gelée* peuvent l'accélérer notable-

ment en la provoquant même avant l'achèvement complet de la fente de déhiscence. Nous ajouterons même que la majorité des feuilles tombent surtout sous l'action de ces deux derniers agents.

Chez l'*Aristolochia Sipho*, le mécanisme du détachement de la feuille est différent de celui que nous venons d'indiquer. *L'unique assise de cellules*, composant la couche séparatrice, s'accroît beaucoup longitudinalement ; les parois cellulaires longitudinales, y devenant alors très minces et délicates, *sont brisées* peu à peu sous l'action du poids de la feuille et sous celle du vent et de la gelée. Une rupture semblable peut également se produire, mais localement, chez des espèces pourvues du premier mode de défoliation, lorsqu'une partie de leur couche séparatrice vient à ne comprendre qu'une seule assise de cellules (*Rhus Cotinus*, *Alnus glutinosa*, etc.).

Lignification sus-cicatricielle

A l'approche de l'époque de la chute de la feuille, au-dessus de la couche séparatrice, la vitalité des éléments du pétiole diminue rapidement et, au moment de la chute, le protoplasme y a disparu. Dans quelques cas, ce sont les seules modifications que l'on puisse observer dans cette région ; mais, le plus généralement, les cellules y subissent en outre une lignification pariétale dont le début est un peu postérieur à l'apparition de la couche séparatrice. Cette lignification diminue toujours d'intensité vers le haut et les parois cellulaires, sur lesquelles elle porte, ne s'épaississent pas préalablement.

Ce tissu lignifié que nous avons appelé sus-cicatriciel, à cause de sa position, ne comprend en général que deux ou trois assises. Il peut toutefois avoir une épaisseur considérable dans quelques cas (*Spiræa opulifolia*, *Tilia europæa*, *Corylus Avellana*, etc.). Chez le *Spiræa opulifolia*, il est en outre le siège de recloisonnements cellulaires antérieurs à sa lignification.

Cicatrisation

Dans le coussinet, de même que dans la couche séparatrice, il se produit toujours à la fin de la saison, mais avec moins d'intensité toutefois, un regain de vitalité protoplasmique qui se montre comme la première phase de la réaction cicatricielle.

I. Parenchyme cortical. **Caractères anatomiques des tissus cicatriciels.** — Quatre modes de défense peuvent être employés par la plante pour cicatriser les tissus parenchymateux sous la blessure résultant de la chute de la feuille; ce sont : le *recloisonnement* des tissus primaires du coussinet, la *ligno-subérisation* de ces tissus (avec ou sans dépôt de *lignine gommeuse* dans les méats), leur *sclérification*, la formation d'un *liège cicatriciel* secondaire au-dessous d'eux.

a. — Le recloisonnement des tissus primaires se produit sur une longueur plus ou moins grande du coussinet en formant ainsi une couche d'épaisseur et de position variables.

Les nouvelles cloisons sont diversement orientées dans chaque cellule, la direction transversale y étant toutefois la plus générale, surtout dans les éléments parenchymateux des faisceaux. Les cellules sur lesquelles s'exerce ainsi une action méristématique ne subissent d'accroissement diamétral, ni avant, ni après leur division.

L'intensité du recloisonnement est ordinairement inégale dans l'épaisseur de la couche intéressée, tantôt son maximum se trouve dans sa région supérieure et tantôt dans sa région inférieure. Nous reviendrons plus loin sur cette particularité.

b. — La ligno-subérisation porte sur le tissu primaire qu'il ait ou non subi préalablement l'action méristématique dont nous venons de parler ; cette ligno-subérisation s'opère toujours de la façon suivante. *Les parois cellulaires se lignifient sans s'épaissir ; puis, elle s'augmentent d'une très mince pellicule subéreuse qui tapisse toute la cavité des cellules y compris celle des ponctuations*, c'est-à-dire qui s'établit en stratification discordante sur les couches pariétales précédentes.

C'est à cause de la présence de la lignine et de la subérine dans cette couche du coussinet que nous l'avons appelée *couche ligno-subéreuse*. Il est rare, toutefois, que ces deux substances y soient également distribuées et qu'elles soient réparties à peu près uniformément dans toute l'épaisseur de la couche *(Diospyros virginiana, Forsythia suspensa)*. D'ordinaire la lignification, très intense dans sa base, qui est nettement délimitée, diminue progressivement d'intensité vers sa partie supérieure. La pellicule subéreuse, au contraire, montre assez d'uniformité dans toutes les cellules et elle y est toujours peu épaisse ;

souvent, cependant, elle manque à la partie supérieure de la couche où on ne remarque plus alors que les dernières traces de la lignification.

La ligno-subérisation des cellules est toujours suivie de leur mort.

Dans la région où se différencie la lame ligno-subéreuse, les méats intercellulaires manquent souvent ou sont très petits. Dans les rares cas où ils possèdent encore une moyenne lumière, ils sont fréquemment obstrués par de la lignine gommeuse (*Paulownia imperialis*, etc.).

c. — La cicatrisation par simple sclérification des éléments du coussinet est très rare ; nous ne l'avons rencontrée que chez le *Maclura aurantiaca*, encore n'y forme-t-elle qu'une portion de la lame de cicatrisation et dans les régions externes et latérales du coussinet seulement. Les cellules du coussinet qui composent cette partie scléreuse de la couche primaire cicatricielle *épaississent fortement leurs parois* avant de les lignifier. Cette particularité du *Maclura aurantiaca* rappelle la cicatrisation primaire de beaucoup de monocotylédones, lesquelles, d'après BRETTFELD, possèdent ainsi un sclérenchyme très épais mais dans toute la largeur de leur coussinet.

d. — Le liège cicatriciel secondaire se raccorde tout autour des coussinets foliaires avec le périderme de la tige et il est toujours histologiquement constitué comme ce dernier, sauf quelquefois dans ses assises les premières formées. Outre ce liège, qui se produit toujours entre sa zone génératrice et la surface de blessure, il peut exister du côté opposé un phelloderme plus ou moins épais, alors même que le périderme de la tige n'en possède pas. Ce phelloderme est, le plus souvent, cellulosique et amylifère (*Menispermum canadense*, *Fraxinus Ornus*, *Morus nigra*, etc.) ; mais il peut être en même temps scléreux et cristallifère (*Celtis occidentalis*). Son maximum d'épaisseur est généralement dans la traversée des faisceaux.

Telles sont les quatre sortes de réactions cicatricielles qui peuvent se produire dans les coussinets foliaires en vue de la cicatrisation de la plaie. L'une d'entre elles seulement semble indispensable à la cicatrisation complète et apparaît dans tous les cas, c'est la formation du liège secondaire que nous avons appelé *liège cicatriciel*. Celui-ci peut même se produire seul, mais le cas est peu fréquent. Souvent, la for-

mation du liège n'est accompagnée que de la différenciation d'une couche ligno-subéreuse. D'autres fois enfin il peut, en outre, se produire un recloisonnement méristématique des cellules du coussinet avant la différenciation ligno-subéreuse.

L'importance des couches de cicatrisation est ordinairement en rapport direct avec la largeur de la blessure et c'est chez les espèces où les pétioles sont les plus larges que ces couches sont les plus épaisses.

Epoque de différenciation des couches cicatricielles. — Ce qui diversifie surtout entre elles les différentes espèces, c'est, beaucoup plus que l'état définitif de la cicatrisation, *l'époque d'apparition de cette dernière*. C'est même pour cette raison que, dans notre exposé des faits, nous avons choisis nos types surtout en raison de cette époque.

a. — Dans les cas les plus simples, la cicatrisation s'accomplit toute entière après la défoliation (*Mespilus germanica*, *Amorpha fruticosa*, *Kœlreuteria paniculata*, etc.). Il se différencie alors, aux dépens des tissus du coussinet, au-dessous de la blessure et toujours avant l'hiver, une couche ligno-subéreuse qui se double pendant la seconde année d'un liège cicatriciel.

D'autres fois, la cicatrisation se faisant encore après la chute et ressemblant à celle que nous venons d'indiquer, les tissus du coussinet qui composent la couche ligno-subéreuse, ont été avant cette chute le siège d'un recloisonnement cellulaire. Notons que, dans ce cas, ce dernier est toujours plus actif à la partie supérieure de la couche qu'à sa base (*Broussonetia papyrifera*, *Ficus Carica*, etc.).

b. — La cicatrisation peut être commencée déjà avant la défoliation, mais elle peut n'être encore représentée que par une seule couche cicatricielle, soit la lame ligno-subéreuse, soit le liège. Dans le premier de ces cas, le liège n'apparaît au-dessous de la lame ligno-subéreuse que pendant la seconde année.

Lorsque c'est la lame ligno-subéreuse qui existe seule avant la défoliation, tantôt la ligno-subérisation n'y a été précédée d'aucun recloisonnement cellulaire (*Diospyros virginiana*, *Cornus sanguinea*, *Fagus sylvatica*, etc.), tantôt, au contraire, ce recloisonnement s'y est montré plus ou moins actif (*Morus nigra*, *Catalpa bignonioïdes*, etc.). Dans ce

dernier cas, les nouvelles cloisons sont généralement nombreuses surtout dans la partie supérieure de la couche, plus rarement dans sa partie inférieure (*Magnolia acuminata*, *Juglans nigra*, *Chimonanthus fragrans*).

Les espèces dans lesquelles le liège existe seul ou presque seul avant la chute de la feuille sont peu nombreuses (*Æsculus*, *Viburnum*, *Salix*, etc.).

c. — Les deux tissus cicatriciels, couche ligno-subéreuse et liège, peuvent coexister avant la défoliation ; et, dans ce cas encore, le tissu primaire, aux dépens duquel se différenciera la couche ligno-subéreuse, a pu être ou ne pas être le siège d'un recloisonnement préalable.

Lorsqu'il y a recloisonnement, c'est à la base de la couche qu'il est le plus actif et les cloisons y sont orientées plus transversalement, de sorte qu'il y a passage graduel de cette région au liège sous-jacent.

La ligno-subérisation apparaît toujours avant l'époque de la formation du liège ; elle peut même être complètement terminée à cette époque mais, le plus souvent, elle n'est que commencée.

Il résulte donc, d'une façon générale, que le recloisonnement cellulaire des tissus parenchymateux primaires du coussinet, lorsqu'il se produit, apparaît toujours avant la défoliation et avant toute autre différenciation cicatricielle. La ligno-subérisation s'établit en second lieu et toujours pendant la première année. La formation du liège peut débuter également pendant la première année, mais, le plus souvent, elle le fait pendant la seconde. Lorsque pendant la première année, le liège cicatriciel apparaît tardivement après la chute de la feuille, ce qui est peu fréquent, il est toujours peu épais et ses cellules diffèrent de celles du périderme de la tige en ce que leurs parois sont toujours très minces.

Lorsque la couche ligno-subéreuse se différencie avant la défoliation, il arrive quelquefois, qu'à sa base, la subérisation s'étend en dehors de la pellicule subéreuse ordinaire de chaque cellule dans les couches pariétales voisines.

Lorsque les deux couches cicatricielles où l'une seulement d'entre elles existent avant la chute de la feuille, c'est quelquefois longtemps avant la défoliation, au mois de juillet ou d'août, qu'elles ont commencé

à se différencier (*Gymnocladus canadensis*, *Æsculus*, *Ailanthus glandulosa*, *Acer campestre*, etc.), mais, le plus souvent, c'est un ou deux mois, ou rarement peu de temps avant la défoliation (*Viburnum*, *Sophora japonica*, etc.).

Dans tous les cas, *les faisceaux sont respectés à peu près entièrement par la cicatrisation tant que la défoliation n'est pas accomplie.*

Nous ajouterons que, lorsque la cicatrisation s'effectue seulement après la chute, elle n'est jamais effectuée par un liège cicatriciel seul.

Dans la majorité des cas, ce dernier, une fois établi, ne fait que s'épaissir pendant les années suivantes. Chez quelques espèces cependant, ce liège tend, dès la seconde année, à s'établir de plus en plus dans le prolongement du périderme de la tige. On peut alors voir la couche de liège de seconde année, en contact avec celle de l'année précédente dans la région interne du coussinet, s'en écarter et obliquer vers le bas dans sa région externe (*Gymnocladus canadensis*, *Memispermum canadense*, etc.). Parfois l'obliquité étant plus grande encore, la couche de liège de seconde année n'est en contact avec celle de l'année précédente que dans l'angle axillaire du coussinet (*Gleditschia triacanthos*). Elle peut enfin être toute entière plus profonde que la première (*Cladrastris tinctoria*, etc.).

Points de départ de la différenciation cicatricielle. — Dans les couches ligno-subéreuses, la modification des parois cellulaires débute soit à la partie supérieure de la couche (*Morus nigra*, *Ficus Carica*, *Evonymus latifolia*, etc.), soit à sa partie inférieure (*Chimonanthus fragrans*, *Gymnocladus canadensis*, *Negundo*, etc.). En outre, elle apparaît le plus souvent dans la région externe du coussinet, mais elle peut débuter aussi autour des faisceaux foliaires (*Forsythia suspensa*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus juglandifolia*, etc.) ou au milieu du parenchyme cortical (*Xanthoxylon fraxineum*, *Negundo fraxinifolium*, etc.), parfois même en plusieurs points à la fois (*Morus nigra*, *Ficus Carica*, *Catalpa bignonioïdes*, etc.).

Dans la majorité des cas, le liège cicatriciel apparaît, lui aussi, dans la région externe du coussinet et progresse vers sa région interne ; le cas contraire ne se produit que plus rarement (*Aristolochia Sipho*, *Paulownia imperialis*, *Diospyros virginiana*, etc.). Ce liège peut aussi débuter dans l'intérieur du parenchyme cortical (*Xanthoxylon fraxi-*

neum, Æsculus, etc.) ou contre les faisceaux foliaires (*Sorbus, Cotoneaster melanocarpa, Mespilus germanica*, etc.).

Parenchyme sacrifié. — Quelle que soit l'époque de la différenciation des couches cicatricielles, il existe souvent au-dessus d'elles, entre elles et la surface de la blessure (ou la couche séparatrice avant la chute), une portion plus ou moins épaisse du tissu du coussinet qui, après la défoliation, reste cellulosique ; nous l'avons appelée *parenchyme sacrifié*. Ce tissu, en effet, s'aplatit sur les couches cicatricielles, augmentant ainsi le relief des cicatricules fasciculaires. De plus, il est souvent envahi par le mycelium de champignons divers, celui-ci ne pénétrant jamais dans la couche ligno-subéreuse sous-jacente.

II. Faisceaux libéro-ligneux.—La cicatrisation des faisceaux, parfois commencée peu de temps avant la chute de la feuille par ligno-subérisation des tissus de leur pourtour, ne se termine qu'ultérieurement, avant l'hiver, par l'achèvement de la ligno-subérisation de tous leurs éléments, sauf les tubes criblés et les vaisseaux. Postérieurement à cette première cicatrisation, au-dessous et contre la région ligno-subérisée qu'elle a produite, s'établit le liège secondaire.

A l'intérieur de la couche ligno-subéreuse les tubes criblés sont le plus souvent aplatis par les cellules voisines et, si leurs parois se lignifient plus ou moins comme celles de ces dernières, c'est sans qu'il se produise à leur intérieur de pellicule subéreuse. Ils sont d'ailleurs, avec les vaisseaux ligneux, les seuls éléments des faisceaux chez lesquels on observe cette particularité.

Quant aux vaisseaux ligneux ils sont obstrués, soit par des thylles, soit par de la lignine gommeuse, soit le plus souvent par les deux à la fois. Mais tandis que les thylles se développent toujours dans les vaisseaux et dans toute la base du pétiole, avant la chute de la feuille, c'est ordinairement, au contraire, dans le coussinet seulement et après la défoliation que se dépose la lignine gommeuse.

Nous avons montré (p. 40) que la substance que nous avons nommée *lignine gommeuse*, au lieu de *gomme de blessure* comme nos prédécesseurs, n'offre en effet des gommes que l'aspect, tandis qu'elle montre toutes les réactions micro-chimiques et colorantes de la lignine.

C'est pour cette raison que nous l'avons appelée *lignine,* le qualificatif *gommeux* que nous ajoutons servant simplement à rappeler son aspect.

La différenciation ligno-subéreuse des faisceaux progresse de leur bord vers leur centre et, presque toujours, elle y descend plus bas à l'intérieur du coussinet qu'elle ne le fait dans le parenchyme cortical.

Lorsque le liège cicatriciel est développé à travers la base de la feuille avant sa chute, il ne traverse jamais les faisceaux dès cette époque ; il s'éteint alors autour d'eux en remontant légèrement vers la couche séparatrice. Ce n'est qu'après la chute de la feuille, et sauf de rares exceptions, pendant la seconde année seulement, que les faisceaux sont coupés par le liège dont la zone génératrice se forme aux dépens de leurs éléments vivants. Les tubes criblés et les vaisseaux sont rompus sous l'effort du liège en voie d'accroissement. Si les vaisseaux sont obstrués par des thylles, ceux-ci se recloisonnent souvent au niveau de la zone génératrice et contribuent à former le liège. (*Æsculus*, *Aristolochia Sipho*, *Juglans nigra,* etc.).

Dans la majorité des cas le liège traverse ainsi les faisceaux *en décrivant une courbe vers la tige*, le long de la surface inférieure de la lame ligno-subéreuse.

Le liber scléreux qui, nous l'avons vu, fait toujours défaut au niveau de la couche séparatrice, peut au contraire, chez certaines espèces, exister à celui du liège cicatriciel. Dans ce cas, jamais ce dernier ne le traverse ; il peut, soit s'arrêter brusquement tout autour de lui (*Gymnocladus canadensis*), soit se recourber à sa surface et s'éteindre graduellement en l'enveloppant d'un manchon qui, tantôt plonge vers la tige *Robinia hispida, Platanus occidentalis*, *Gleditschia triacanthos*, etc.), tantôt remonte vers la surface de la cicatrice (*Amorpha fruticosa*).

III. Tissu sécréteur. — 1° *Cellules cristallifères.* — Les cellules cristallifères ne se recloisonnent jamais, même quand elles se trouvent comprises dans une région où la division cellulaire est très active. Celles qui sont englobées dans les lames ligno-subéreuses peuvent être mortes, cela n'empêche pas leurs parois de se lignifier plus ou moins (*Amorpha fruticosa, Aristolochia Sipho*, etc.). Mais, lorsqu'elles renferment encore

du protoplasme, elles sont capables de se ligno-subériser et la pellicule subéreuse qu'elles produisent tapisse alors, non-seulement leurs parois, mais aussi *l'extérieur de la mince enveloppe des cristaux et celui des ponts qui relient souvent cette enveloppe aux parois* (Alnus glutinosa, Castanea vulgaris, etc.).

2° *Cellules sécrétrices.* — Les cellules sécrétrices isolées semblent incapables de toute réaction en rapport avec la chute de la feuille ; leur contenu se dessèche (*Magnolia acuminata, Benzoin odiferum*, etc.).

3° *Laticifères articulés.* — Les laticifères articulés de l'*Amorpha fruticosa*, des *Robinia*, du *Caragana altagana*, etc., sont brisés par la couche séparatrice et par le liège de la même manière que les tubes criblés. Ordinairement leurs parois se lignifient dans la traversée de la couche ligno-subéreuse.

Chez les *Æsculus*, le *Negundo*, l'*Acer campestre*, etc., ces mêmes éléments se recloisonnent transversalement plusieurs fois, parfois aussi longitudinalement, au niveau de la couche primaire de cicatrisation, puis les nouvelles cellules formées se ligno-subérisent. Ces laticifères *se recloisonnent de nouveau,* plus tard et plus bas, *pour entrer dans la composition de la zone génératrice du liège cicatriciel et contribuer à la formation de ce dernier.*

4° *Laticifères rameux.* — Chez le *Morus nigra*, le *M. alba*, le *Ficus Carica*, etc., les laticifères rameux se bouchent d'abord, dans chacune de leurs branches, par deux bouchons de latex modifié, puis *par deux cloisons, l'une au-dessus de la couche séparatrice dans le pétiole et l'autre au-dessous d'elle dans le coussinet.* Ces cloisons sont en *doigt de gant* et à convexité tournée l'une vers l'autre, c'est-à-dire pour toutes deux vers la couche séparatrice. Chez le *Periploca græca* il peut arriver que les deux bouchons de latex seuls se forment.

Ces laticifères sont ensuite brisés au niveau de la couche séparatrice, dans leur région sacrifiée, c'est-à-dire entre les deux cloisons : plus tard ils sont écrasés et coupés par le liège cicatriciel, soit au-dessus, soit au-dessous de la cloison inférieure.

5° *Poches sécrétrices.* — Les poches sécrétrices du *Tilia europæa* et du *Ptelea trifoliata* qui se trouvent comprises à l'intérieur de la couche ligno-subéreuse ne subissent d'autre modification que la ligno-subérisation de leurs cellules épithéliales. Celles qui se trouvent au

niveau de la couche séparatrice ou du liège cicatriciel sont contournées par ces deux tissus.

6° *Canaux sécréteurs.* — Les canaux sécréteurs de l'*Aralia spinosa* sont bouchés par de la lignine gommeuse avant la chute de la feuille, depuis une certaine distance au-dessus de la couche séparatrice dans le pétiole, jusque un peu au-dessous des couches cicatricielles dans le coussinet.

Ceux des *Rhus* sont obstrués par leurs cellules épithéliales développées en thylles à l'intérieur du canal. Ces thylles se ligno-subérisent au niveau de la lame ligno-subéreuse et se transforment en zone génératrice à celui de la zone génératrice du liège secondaire. De cette façon, l'une et l'autre lame cicatricielle établissent leur continuité en travers des canaux.

Sur quelques particularités relatives à la couche séparatrice ou à la cicatrisation

Lamelles pérulaires. — Chez certaines espèces le ou les bourgeons axillaires de la feuille sont cachés sous la base plus ou moins renflée du pétiole (*Platanus occidentalis, Rhus Coriaria, Ptelea trifoliata*, etc.). Ordinairement la couche séparatrice se forme alors au-dessous de ce renflement, de telle sorte que les bourgeons sont mis à découvert après la chute de la feuille (*Sophora japonica, Cladrastris tinctoria, Robinia hispida*,, etc.). Mais, dans quelques espèces, cette couche se forme plus haut et se prolonge à travers le renflement pétiolaire. Il reste alors au-dessus des bourgeons, après la chute de la feuille, une portion de ce renflement que nous avons appelée *lamelle pérulaire*, par comparaison avec les écailles du même nom, leur rôle étant également de protéger les bourgeons pendant l'hiver. Tandis que l'unique bourgeon du *Philadelphus coronarius* et tous ceux du *Robinia Pseudo-Acacia* sont ainsi cachés, trois seulement sur quatre le sont chez le *Menispermum canadense*.

Chez le *Ptelea trifoliata* la couche séparatrice se prolonge encore dans le renflement pétiolaire au-dessus des bourgeons, mais dans des conditions telles que la déhiscence ne s'étend pas jusque dans cette région et qu'il ne se forme pas de lamelle pérulaire. Cette disposition

ne rappellerait-elle pas l'existence d'un état ancestral qui aurait disparu ?

Chez le *Gleditschia triacanthos* v. *inermis* la couche séparatrice est disposée de telle façon que quatre bourgeons sur cinq soient cachés par l'extrémité élargie du coussinet sans qu'elle prenne, d'ailleurs, l'aspect d'une lamelle pérulaire.

Espèces a périderme profond. — Chez les espèces où le périderme est d'une façon normale situé profondément dans la tige, il l'est également dans le coussinet. Il y forme alors, autour des faisceaux foliaires, un manchon qui les entoure complètement sur une longueur plus ou moins considérable (*Potentilla fruticosa, Caragana altagana, Calophaca volgarica,* etc.).

Chez ces espèces, le liège cicatriciel ne se développe pas à travers le parenchyme cortical qui constitue un véritable tissu sacrifié, mais seulement en travers de chacun des faisceaux de façon à boucher leur manchon péridermique près de sa base.

Rafraîchissement de cicatrisation. — Chez certaines espèces les tissus cicatriciels formés avant l'hiver de la première année (lame ligno-subéreuse), sont enlevés, pendant la seconde, par l'établissement au-dessous d'eux d'une nouvelle couche séparatrice analogue à celle qui provoque la chute automnale des feuilles (*Hamamelis virginiana, Parrotia persica, Sorbus*, etc.).

Chez les *Sorbus*, le *Cornus mas*, le *Cornus sanguinea,* etc., le coussinet qui résulte de la défoliation est de longue taille. Aussi subsiste-t-il, entre la couche séparatrice de rafraîchissement et la lame ligno-subéreuse (première lame cicatricielle), une épaisseur plus ou moins grande de parenchyme. Il s'y différencie alors, au-dessus de la nouvelle couche séparatrice, une région lignifiée, analogue à celle qui s'était formée précédemment dans la base du pétiole au-dessus de la couche séparatrice automnale (couche lignifiée sus-cicatricielle).

Chez le *Fagus sylvatica* et le *Carpinus Betulus* l'exfoliation des couches cicatricielles de première année est produite par un procédé un peu différent. Les premières assises que fournit la zone génératrice du liège secondaire, au-dessous de la couche ligno-subéreuse, restent cellulosiques et s'allongent beaucoup dans le sens longitudinal, leurs

parois devenant très minces. Puis ces parois délicates, sous l'action des agents extérieurs, se brisent progressivement de la même façon que le font celles de l'assise séparatrice automnale chez l'*Aristolochia Sipho*. Une disposition analogue peut se rencontrer chez le *Staphyllea trifoliata,* mais comme elle y est souvent locale, le rafraîchissement qu'elle produit peut n'être que partiel.

Feuilles marcescentes. — C'est surtout chez les espèces qui produisent le rafraîchissement de cicatrisation que l'on trouve les feuilles marcescentes.

Ce qui distingue celles-ci des feuilles caduques de la même espèce, c'est uniquement l'absence ou le développement incomplet de la couche séparatrice automnale. Les feuilles marcescentes sont, en effet, des feuilles développées plus tardivement que les autres, et n'ayant pas encore terminé leur cycle vital à l'époque ordinaire de la défoliation, de sorte que la mauvaise saison les tue avant que la plante n'ait eu le temps d'y terminer ou même d'y commencer l'établissement de la couche séparatrice.

La couche ligno-subéreuse se différencie d'ailleurs, dans la base de ces feuilles, avant l'hiver, de même que dans celle des feuilles caduques ; mais elle ne le fait qu'après leur mort. De plus, elle y est ordinairement moins épaisse et son épaisseur est d'autant moindre que sa différenciation s'est produite plus tardivement.

Pendant la seconde année, c'est un rafraîchissement de cicatrisation qui provoque la chute des feuilles marcescentes (*Hamamelis virginiana, Fagus sylvatica,* etc.), et qui, aidé par le poids de la feuille et le vent, s'effectue alors beaucoup plus rapidement que celui des coussinets des feuilles caduques.

Chez les *Quercus hispanica* et *pedunculata*, le rafraîchissement de cicatrisation ne se produit que dans les coussinets des feuilles marcescentes. Il est tout au plus ébauché dans les autres.

SECONDE PARTIE

DE LA CHUTE DES FOLIOLES

ET DE LA

CICATRISATION DE LA PLAIE

Comme on a pu le voir, d'après l'historique que nous avons donné au début de ce travail, parmi les auteurs qui ont traité du phénomène de la défoliation automnale, deux seulement ont, dans un travail fait en commun, traité spécialement de la chute des folioles ; ce sont MM. Van Tieghem et Guignard (1). Ils n'ont d'ailleurs étudié qu'un seul cas, celui du *Gymnocladus canadensis* et encore dans des conditions artificielles. Nous rappelons que, d'après ces auteurs, la plaie laissée par la chute des folioles ne se cicatrise jamais.

Les résultats que nous consignerons dans cette seconde partie ont été, de même que ceux relatifs aux feuilles, obtenus par l'étude d'organes tombant normalement à l'automne. Ils s'appliquent à quelques espèces que nous allons décrire successivement.

(1) MM. Van Tieghem (Ph.) et Guignard (L.), *Observations sur le mécanisme de la chute des feuilles*, Bull. de la Soc. Bot. de France, T. XXIX, 1882, p. 312.

Signalons toutefois comme un fait général qu'à la base des folioles, de même qu'à celle des feuilles, il n'existe, avant le début des phénomènes préparatoires de la chute, aucun élément lignifié autre que les vaisseaux et que, de plus, les faisceaux libéro-ligneux y sont fréquemment étranglés.

Sorbus aucuparia L.

On peut observer à la base des folioles du *Sorbus aucuparia*, un peu au-dessus de son insertion, et sur sa face interne seulement, un léger étranglement. C'est à son niveau que s'établit, quelque temps avant celle de la feuille, la couche séparatrice de la foliole. Cette couche est composée par deux ou trois assises de cellules qui, contrairement à celles qui forment la couche séparatrice de la feuille dans la même espèce, ne sont pas recloisonnées préalablement. Au-dessus d'elle, *se différencie une couche lignifiée sus-cicatricielle*, analogue à celle que nous avons rencontrée à la base de la feuille.

Le mécanisme de la couche séparatrice des folioles, aussi bien dans cette espèce que dans les suivantes, est le même que pour celle des feuilles dans la même espèce.

Une telle couche séparatrice s'établit à la base de toutes les folioles, mais elle ne réussit pas toujours à fonctionner avant le détachement de la feuille, surtout s'il vient à être brusqué par un grand vent ou la gelée. C'est ainsi que quelques folioles peuvent être entraînées avec le pétiole dans sa chute.

Il n'existe jamais, dans le coussinet des folioles, aucune trace de cicatrisation antérieure à leur chute, mais elle peut se produire postérieurement. En effet, parmi les folioles qui tombent de bonne heure, beaucoup le font alors que le pétiole est encore bien vivant et que, par suite, les tissus du petit coussinet foliolaire possèdent encore une vitalité suffisante pour réagir contre l'irritation résultant de la chute de la foliole. Il se forme alors une couche de cicatrisation sous la blessure, bien que cette couche semble parfaitement inutile pour la plante puisque la chute du pétiole, qui se produit peu de temps après, va l'emporter.

Cette couche de cicatrisation est du reste plus ou moins complexe, suivant que la chute de la foliole se produit plus ou moins tôt avant celle de la feuille.

Dans les cas de cicatrisation les plus complexes que nous avons observés, il existait, au-dessous des restes de la couche séparatrice, non seulement une lame de deux ou trois assises de cellules *ligno-subéreuses* (*ss*, fig. 104), mais encore, au-dessous et contre elle, un liège secondaire. Celui-ci, qui pouvait même traverser les faisceaux en entier (*lic*, fig. 104) n'était cependant jamais épais de plus de deux ou trois assises. Quant aux vaisseaux ligneux, ils étaient bouchés par de la lignine gommeuse.

Un tel état de cicatrisation de la blessure laissée par les folioles n'est pas rare chez cette espèce, nous l'avons observé maintes fois. Nous ferons d'autre part remarquer qu'il se montre *plus complet que celui de première année dans la base de la plupart des feuilles,* puisque, dans ce dernier cas, il est exceptionnel que le liège traverse déjà les faisceaux. Lorsque la cicatrisation des coussinets foliolaires est moins complète, le liège peut manquer et ne montrer que l'ébauche de sa zone génératrice. Le plus souvent la couche ligno-subéreuse existe seule ; d'autres fois elle n'est même représentée que par quelques cellules lignifiées. Enfin, dans d'autres cas, toute trace de cicatrisation fait complètement défaut.

Souvent, nous avons trouvé plusieurs degrés de cicatrisation dans une même feuille, c'est-à-dire dans les différents coussinets foliolaires que portait un même pétiole.

Juglans nigra L.

La feuille du *J. nigra* se dépouille généralement de ses folioles longtemps avant sa chute.

La couche séparatrice de ces folioles diffère de celle des feuilles en ce qu'elle n'est pas d'origine méristématique. Sa formation est accompagnée de la caractérisation d'une couche lignifiée peu épaisse qui s'établit au-dessus d'elle dans la base de la foliole et de la production de nombreux thylles dans les vaisseaux ligneux de la même région.

De ce que la chute des folioles est précoce par rapport à celle de la feuille, il résulte que la cicatrisation de leur blessure est fréquente ; le plus généralement elle est la suivante. Au-dessous des débris de la couche séparatrice et contre eux, il se forme une lame ligno-subéreuse (*ss*, fig. 105) épaisse en moyenne de cinq à sept assises de cellules, dont

les inférieures se sont souvent recloisonnées une ou deux fois, dès avant la chute de la foliole. La ligno-subérisation y intéresse toujours les éléments parenchymateux des faisceaux y compris les thylles. Au-dessous de cette couche ligno-subéreuse, nous n'avons jamais observé que des ébauches de liège ; elles s'y trouvaient surtout dans le parenchyme cortical interne, au voisinage des faisceaux.

De même que chez le *Sorbus aucuparia*, à côté de cet état de cicatrisation le plus complet, on peut rencontrer tous les intermédiaires jusqu'à l'absence totale de cicatrisation, et cela suivant la plus ou moins grande précocité de la chute des folioles.

Seule, la foliole impaire terminale ne se détache jamais, car il ne se produit pas à sa base de couche séparatrice, non plus d'ailleurs que de tissus cicatriciels. Cette particularité s'explique vraisemblablement par le fait que sa nervure médiane continue directement le pétiole sans articulation et sans modification de tissus d'aucune sorte.

Gymnocladus canadensis Lamk.

La feuille de *Gymnocladus canadensis* est composée à deux degrés. Les folioles tombent les premières assez longtemps avant la feuille. Les pétioles secondaires ne se détachent, au contraire, que peu de temps avant ; quelques-uns d'entre eux sont même encore fixés au pétiole primaire au moment de sa chute.

Les modifications de tissus qui se produisent à la base des folioles et à celle des pétioles secondaires, avant leur chute, sont de même nature dans les deux cas. Ces deux sortes d'organes possèdent tous deux à leur base une articulation marquée par un étranglement circulaire au niveau duquel les éléments du parenchyme cortical deviennent graduellement de plus petite taille. C'est aux dépens des petites cellules de cette articulation que se forme la couche séparatrice sans qu'elle soit d'abord le siège de recloisonnements cellulaires ; la déhiscence s'y produit par la même méthode qu'à la base de la feuille, c'est-à-dire par *décollement* de cellules. Au-dessus de la couche séparatrice se différencie une couche lignifiée sus-cicatricielle peu épaisse.

Au-dessous des blessures laissées par la chute des pétioles secondaires, il ne se produit généralement aucune cicatrisation. Mais, au contraire, au-dessous de celles laissées par les folioles, on peut sou-

vent observer une cicatrisation plus ou moins prononcée suivant la précocité de leur chute. Le plus souvent cette cicatrisation est constituée par la ligno-subérisation d'une couche de quatre ou cinq assises de cellules, ligno-subérisation qui intéresse également les faisceaux.

On pourra remarquer, d'après la description précédente que nous sommes en contradiction avec MM. Van Tieghem et Guignard (1), puisqu'ils affirment que la couche séparatrice est une assise méristématique présentant deux ou trois nouvelles cloisons minces et qu'une assise médiane se résorbe lors du détachement de la foliole. Nous sommes également en contradiction avec eux quand ils avancent que la plaie laissée par les folioles sur « le pétiole primaire » (2) ne se cicatrise jamais.

Aussi, nous souvenant des conditions artificielles dans lesquelles ces auteurs ont étudié la chute de ces folioles, ainsi d'ailleurs que celle des feuilles, et pensant que ces conditions avaient pu faire varier le processus de la défoliation, nous avons cherché à répéter leurs expériences. Nous avons donc mis en boîte à la même époque, au mois de juillet, des rameaux détachés de *Gymnocladus canadensis* et nous les y avons, autant que possible, maintenus dans les mêmes conditions de milieu.

Dans cette expérience, nous avons remarqué tout d'abord que, de même que dans les conditions normales et ainsi que l'avaient observé MM. Van Tieghem et Guignard, la couche séparatrice apparaît successivement à la base des folioles, puis à celles des pétioles secondaires dont ces auteurs ne parlent pas, et enfin à celle de la feuille elle-même. Mais, par contre, nous avons constaté que, malgré ces conditions spéciales de l'expérience, le mécanisme du détachement des différentes parties de la feuille restait semblable à celui de la défoliation naturelle, c'est-à-dire que la formation de la couche séparatrice n'était précédée d'aucun recloisonnement et que ses cellules se décollaient sans jamais se résorber. Quant à la cicatrisation, de même que MM. Van Tieghem et Guignard, nous n'en avons observé aucune trace, ni dans la base des folioles, ni dans celles des pétioles secondaires, ni même à la base de la feuille. Ce qui montre combien le pro-

(1) Van Tieghem (Ph.) et Guignard (L.), *loc. cit.*, p. 312.

(2) La feuille étant composée à deux degrés c'est, sans aucun doute, des pétioles secondaires qu'il est question.

cessus de la chute artificielle diffère à ce point de vue de la chute automnale.

Ajoutons encore que, dans cette expérience, il y a, au-dessus des couches séparatrices des différentes parties de la feuille, caractérisation d'une couche lignifiée sus-cicatricielle semblable à celle qui se forme à l'automne et que celle-ci *y est même beaucoup plus lignifiée*.

Staphyllea pinnata L.

Chez cette espèce, la couche séparatrice se forme tout-à-fait à la base de chaque foliole aux dépens de deux assises dont quelques cellules seulement se sont au préalable recloisonnées transversalement et encore une seule fois, différant en cela de la couche séparatrice de la feuille qui montre de nombreux recloisonnements. On remarque une faible lignification des tissus au-dessus d'elle.

Après la chute de la foliole, il peut se former ou non une couche cicatricielle constituée par deux ou trois assises dont les parois subissent la modification ligno-subéreuse.

On sait que les folioles du *Staphyllea pinnata* sont opposées et insérées sur des renflements pétiolaires qui constituent de véritables nœuds. Or, les tissus lignifiés qui sont abondants dans les faisceaux et la moelle des entre-nœuds du pétiole, se réduisent au niveau des nœuds au point de n'y être plus représentés que par les vaisseaux ligneux, ainsi d'ailleurs que cela existe également à la base des folioles et des feuilles. En outre, *en travers de chacun de ces nœuds il se forme, à l'automne, une couche séparatrice* qui coupe tout le parenchyme cortical, le parenchyme médullaire et même les faisceaux (*cs*, fig. 107). Cette couche séparatrice s'établit pour chaque nœud vers la même époque que celle des folioles correspondantes, mais les recloisonnements cellulaires y sont plus abondants. La lignification des tissus qui se produit au-dessus d'elle est également plus accentuée.

Quoiqu'une couche séparatrice existe à tous les nœuds du pétiole, les entre-nœuds de ce dernier ne se désarticulent pas toujours. Généralement, en effet, ces sortes de couches agissent quelque temps après celles des folioles et peu de temps seulement avant la chute du pétiole lui-même, de telle sorte que les entre-nœuds terminaux ont seuls le

temps de se détacher (1). Nous n'avons jamais remarqué, qu'au dessous des cicatrices ainsi produites, il y eut formation de couches cicatricielles semblables à celles que nous avons signalées dans certains coussinets foliolaires de la même espèce.

Caragana altagana Poir.

A la base des folioles du *Caragana altagana* (fig. 106), il existe une articulation comme à la base des feuilles, mais le sillon circulaire qui la marque, bien que nettement indiqué, est moins profond. De même aussi qu'à la base des feuilles, c'est à son niveau que se différencie la couche séparatrice. Cette couche est surmontée par une couche lignifiée sus-cicatricielle peu épaisse et, en outre, déjà avant la chute de la feuille, elle surmonte une autre couche lignifiée (*rs* et *s*, fig. 106).

Ainsi donc, chez le *C. altagana*, la cicatrisation des coussinets foliolaires est déjà commencée avant la chute des folioles. Quelquefois, mais rarement, la couche lignifiée cicatricielle peut se compléter ultérieurement par la caractérisation de quelques éléments ligno-subéreux plus inférieurs. Presque toujours les vaisseaux se remplissent de lignine gommeuse jusqu'à une certaine distance au-dessous de la surface de la cicatrice.

Les folioles tombent généralement toutes avant le pétiole.

Calophaca volgarica Fisch.

Les folioles de cette espèce possèdent, comme celles de la précédente, une articulation basilaire mais, à l'automne, les couches lignifiées cicatricielles sont les seules qu'on y rencontre. Il ne se produit d'ailleurs, dans les coussinets foliolaires, aucune modification après la chute des folioles.

Xanthoxylon fraxineum Willd.

Les folioles du *X. fraxineum* tombent toutes avant le pétiole, mais comme généralement leur chute ne s'effectue que peu de temps aupa-

(1) Mer (E.), *Des phénomènes végétatifs qui précèdent ou accompagnent le dépérissement et la chute des feuilles*, Bull. de la Soc. bot. de France, T. XXIII, 1876, p. 188, a constaté une désarticulation semblable des entre-nœuds du pétiole chez des feuilles de *Mahonia*, dont il avait provoqué la chute en maintenant un rameau feuillé dans un espace clos saturé d'humidité.

ravant, il ne se produit que rarement une réaction cicatricielle au-dessous de la blessure. Dans quelques cas, cependant, nous y avons trouvé des couches lignifiées ou même des couches ligno-subéreuses.

En travers du dernier et souvent des deux derniers nœuds du pétiole, de même que dans ceux du *Staphyllea pinnata*, il se produit une couche séparatrice semblable à celle des folioles et surmontée comme elle d'une couche lignifiée sus-cicatricielle peu épaisse. Malgré la présence de ces couches séparatrices, il est d'ailleurs assez rare que la désarticulation des deux derniers entre-nœuds du pétiole réussisse à se produire. Ordinairement, la chute de ce dernier s'effectue avant leur désarticulation.

Aralia spinosa L.

On sait que la feuille de l'*Aralia spinosa* est composée à deux degrès. Les différentes parties de cette feuille s'attachent deux par deux à un même nœud du pétiole primaire ou du pétiole secondaire suivant la partie considérée.

Il se forme, avant la couche séparatrice de la base de la feuille, des couches séparatrices semblables, non-seulement à la base des folioles et des pétioles secondaires, comme chez le *Gymnocladus canadensis*, mais aussi en travers de tous les nœuds des pétioles secondaires ainsi qu'à tous ceux du pétiole primaire. Elles sont toutes constituées de la même façon, par un recloisonnement d'une ou de deux assises cellulaires. Une mince couche lignifiée sus-cicatricielle se différencie au-dessus de chacune d'elles ; en outre, dans leur voisinage, des thylles pénètrent à l'intérieur des gros vaisseaux.

Ces couches séparatrices apparaissent successivement, à peu près régulièrement, des régions les plus éloignées de la feuille vers sa base. Le détachement des différentes parties de la feuille suit la même progression. Quelquefois, cependant, par suite d'une chute précipitée d'un pétiole secondaire ou du pétiole primaire, ces organes entraînent avec eux tout ou partie de leurs appendices.

Les cicatrices résultant de la chute des folioles et des pétioles secondaires sont légèrement concaves ; celles résultant de la chute des entre-nœuds des pétioles secondaires et de ceux du pétiole primaire, sont fortement creusées en une gouttière dirigée dans le plan de symétrie de ces organes.

Au-dessous de ces différentes cicatrices et surtout au-dessous de celles des folioles, il se forme quelquefois une couche cicatricielle qui peut être ligno-subéreuse ou simplement lignifiée.

Aux niveaux de désarticulation des folioles, des pétioles secondaires et des pétioles primaires et, avant leur chute, les canaux secréteurs sont bouchés, de même qu'à la base des feuilles, par de la lignine gommeuse qui, de même aussi, se dépose surtout au-dessus de la couche séparatrice.

Robinia Pseudo-Acacia L.

Comme celles de quelques espèces précédentes, la foliole du *R. Pseudo-Acacia* possède à sa base une articulation au niveau de laquelle s'établit la couche séparatrice. Les cristaux d'oxalate de calcium, très nombreux dans le reste du pétiole secondaire et du pétiole primaire, font défaut au niveau de ces articulations.

Il ne se différencie aucune couche lignifiée au-dessus des couches séparatrices, mais souvent quelques thylles pénètrent dans les vaisseaux à leur voisinage et avant la chute des folioles. Ces dernières tombent généralement toutes avant le pétiole. Après leur chute, la blessure peut être cicatrisée par une lame ligno-subéreuse peu épaisse qui, quelquefois, traverse le coussinet en entier, mais qui, le plus souvent, ne se forme que dans son parenchyme cortical interne. De plus, il se dépose quelquefois de la lignine gommeuse dans les vaisseaux au-dessous de la blessure.

Robinia hispida L.

L'articulation de la foliole de ce *Robinia* est semblable à celle du *Robinia Pseudo-Acacia*, le sillon circulaire y est toutefois moins accentué.

Chez cette espèce la cicatrisation, après la chute des folioles, est plus rare que chez l'espèce précédente ; elle est aussi moins accusée et s'en tient le plus souvent à la formation de couches lignifiées. Il existe encore ici quelques thylles au moment de la chute de la foliole et, de même, la lignine gommeuse achève généralement l'obstruction des vaisseaux au voisinage de la cicatrice.

Amorpha fruticosa L.

La couche séparatrice se différencie encore chez cette espèce au niveau d'une articulation de la base de la foliole. La lignification au-dessus d'elle est très faible.

La majorité des plaies produites par la chute des folioles ne présente pas de cicatrisation. Sur un petit nombre seulement, nous avons observé une mince couche ligno-subéreuse.

Æsculus Hippocastanum L. et Æ. parviflora Walh.

Chez ces deux espèces à feuilles palmées, les modifications qui se produisent à la base des folioles sont les mêmes qu'à la base de celles de l'*Amorpha fruticosa*. La cicatrisation y est également très réduite et peu fréquente.

Cladrastris tinctoria Raf.

De même que les deux espèces précédentes, le *C. tinctoria* rappelle l'*Amorpha fruticosa*. Notons cependant que, généralement, la foliole terminale ne tombe pas quoique pourvue comme les autres d'une couche séparatrice basilaire; elle est entraînée par le pétiole dans sa chute.

Staphylea trifoliata L.

La couche séparatrice qui se différencie à la base des folioles est, comme celle de la feuille, formée par un ou deux rangs de cellules recloisonnées préalablement de deux à quatre fois. Les couches lignifiées sus-cicatricielles sont assez épaisses. Mais, quoique les trois folioles tombent assez longtemps avant le pétiole, il ne se produit généralement pas de cicatrisation au-dessous de la blessure.

Sophora japonica L.

Le détachement des folioles du *S. japonica* s'effectue au niveau d'une articulation de leur pétiolule. Contrairement à ce qui se produit pour la

chute des feuilles dans la même espèce la formation de la couche séparatrice de la foliole n'est pas précédée d'un recloisonnement cellulaire. Au-dessous d'elle, il ne se produit ordinairement pas de cicatrisation de la blessure.

Kœlreuteria paniculata Lamk.

La couche séparatrice de la foliole est, comme celle de la feuille, d'origine méristématique, mais les recloisonnements y sont moins nombreux ; il n'y en a ordinairement qu'un seul par cellule.

Dans la base des folioles, avant leur chute, de nombreux thylles se développent à l'intérieur des vaisseaux. Dans le coussinet la cicatrisation de la blessure est rare. D'ailleurs, quoique la couche séparatrice soit bien constituée à la base de toutes les folioles, ces dernières ne tombent pas toujours avant le pétiole et souvent elles sont entraînées par lui, au moins celles du sommet.

Ptelea trifoliata L.

La couche séparatrice de la foliole chez cette espèce est constituée, comme celle de la feuille, par deux ou trois recloisonnements successifs d'une assise cellulaire.

Les trois folioles tombent toutes avant le pétiole et peu de temps avant lui, de sorte que la cicatrisation de la plaie y est peu fréquente. Plusieurs fois cependant nous avons trouvé des couches lignifiées au-dessous de la blessure.

Gleditschia triacanthos L. var *inermis*

Les grandes feuilles de cette espèce sont composées à deux degrés; les plus petites ne le sont quelquefois qu'à un.

La chute des folioles et celles des pétioles secondaires se produit de la même façon. La couche séparatrice, qui n'est jamais d'origine méristématique, s'établit au niveau d'une articulation marquée par un sillon circulaire peu profond chez les folioles, beaucoup plus accentué, mais n'existant que sur la face interne de l'organe, chez les pétioles secondaires.

Très souvent, lorsque la feuille tombe, un plus ou moins grand nombre de ses pétioles secondaires sont encore attachés au pétiole primaire et sont même encore fréquemment garnis de leurs folioles. Nous n'avons jamais rencontré aucune trace de cicatrisation dans les coussinets foliolaires.

A l'intérieur des vaisseaux de la base des folioles, on ne voit rien qui rappelle l'important dépôt de lignine gommeuse que nous avions signalé dans la base des feuilles de la même espèce avant leur chute.

Tecoma radicans L. p. sp.

La couche séparatrice de la base des folioles du *T. radicans* est composée, comme celle de la base de la feuille, par une assise de cellules recloisonnées préalablement trois ou quatre fois. Au-dessus d'elle il existe une peu épaisse couche lignifiée sus-cicatricielle. Au-dessous de la blessure on ne remarque généralement aucune cicatrisation.

De même que chez quelques espèces précédentes, il s'établit, à travers les nœuds du pétiole, une couche séparatrice formée par recloisonnement d'une assise cellulaire, mais, ceux du sommet seulement sont complètement traversés, de telle sorte que seuls les derniers entre-nœuds se désarticulent.

Fraxinus ornus L. et F. juglandifolia Lamk.

Chez ces deux espèces il existe encore une couche séparatrice à la base de toutes les folioles, mais ces dernières ne commencent à tomber que peu de temps avant la feuille et même beaucoup d'entre elles sont entraînées avec elle.

De même que chez le *Tecoma radicans* il se forme, en outre, des couches séparatrices dans les nœuds du pétiole, surtout dans ceux les plus voisins du sommet de la feuille ; mais ces couches ne traversent que le parenchyme cortical ; elles respectent les faisceaux et même le parenchyme médullaire, bien que celui-ci soit resté cellulosique à ce niveau. Il en résulte que le décollement séparateur ne se produit que dans les tissus extérieurs et que le pétiole de ces *Fraxinus* ne se désarticule jamais complètement.

Ailanthus glandulosa Desf.

La chute des folioles de l'*A. glandulosa* s'effectue comme chez les *Fraxinus* précédents à cela près que, avant leur détachement, il existe assez fréquemment des thylles nombreux dans les gros vaisseaux. Dans quelques cas il se forme même, sous la blessure, une couche de cicatrisation dont la différenciation ne dépasse pas l'état de couches lignifiées.

Negundo fraxinifolium Nutt.

Le *Negundo* rappelle l'*Ailanthus glandulosa*, mais, le nombre des folioles qui ne tombent pas, malgré la présence de leur couche séparatrice, y est plus considérable.

Il est à noter en outre que souvent, au niveau où la foliole doit se détacher et dans le petit coussinet sous-jacent, les laticifères articulés du liber des faisceaux se recloisonnent, rappelant en cela ce qui se produit à la base de la feuille avant la défoliation.

Rhus Coriaria L.

Peu de temps avant la chute de la feuille, on peut observer une couche séparatrice à la base de chacune des folioles du *R. Coriaria*, et, au-dessus d'elle une couche lignifiée de quatre à cinq assises. Mais, plus encore que chez le *Negundo*, les couches séparatrices foliolaires ne fonctionnent ordinairement pas avant celle de la feuille, de telle sorte que celle-ci entraîne dans sa chute le plus grand nombre ou même la totalité de ses folioles. Il n'y a pas trace de cicatrisation en dessous des couches séparatrices.

A la base de chacune des folioles, les canaux sécréteurs qui se trouvent dans le liber sont, quelque temps avant la chute de l'organe et de même que ceux de la base de la feuille, bouchés par les thylles que forment les cellules épithéliales en proliférant à leur intérieur. De même encore, ces thylles se produisent non seulement au-dessous de la couche séparatrice, mais aussi et surtout au-dessus d'elle jusqu'à une certaine distance dans le pétiole secondaire.

RESUMÉ DE LA SECONDE PARTIE

Chute des folioles. — La chute des folioles d'une feuille composée est produite par l'établissement dans leur base d'une couche séparatrice semblable à celle que l'on trouve à la base de la feuille, mais dans laquelle le recloisonnement méristématique, lorsqu'il existe, est moins actif.

La majorité des folioles possèdent une articulation marquée par un sillon circulaire, au niveau duquel les cellules du parenchyme cortical deviennent graduellement plus petites, et cela même chez des espèces où la feuille ne possède pas une semblable articulation. C'est dans ce tissu que s'établit la couche séparatrice.

Le mécanisme du détachement des folioles est le même que celui de la feuille.

C'est d'ordinaire peu de temps avant celle de la feuille que se différencie la couche séparatrice à la base des folioles. Cependant ces dernières ne sont pas toujours détachées au moment de la défoliation et la feuille peut en entrainer alors un plus ou moins grand nombre dans sa chute (*Kœlreuteria paniculata, Rhus Coriaria*, *Negundo fraxinifolium*, etc.).

Chez les espèces dont les feuilles sont composées à deux degrés *(Gymnocladus canadensis, Gleditschia triacanthos, Aralia spinosa)* les pétioles secondaires se détachent de la même façon que les folioles et leur chute s'effectue assez régulièrement, après celle de ces dernières, et avant celle du pétiole primaire.

Couches lignifiées sus-cicatricielles. — Dans la majorité des cas il se produit, au-dessus de la couche séparatrice, une lignification des tissus voisins comparable à celle que nous avons décrite précédemment dans la base des feuilles.

Cicatrisation de la blessure. — Il est inexact d'admettre, comme on le faisait jusqu'à ce jour, que la plaie laissée par la chute des folioles ne se cicatrise jamais. Mais, contrairement à ce que nous avons décrit dans la base de beaucoup de feuilles, les tissus cicatriciels de la base des folioles ne se différencient à peu près jamais avant leur chute. Chez deux des espèces seulement, parmi celles que nous avons étudiées *(Caragana altagana* et *Calophaca volgarica)*, il existe déjà, avant cette époque, une couche lignifiée cicatricielle semblable à celle que l'on rencontre dans la base des feuilles chez les mêmes espèces.

Les couches cicatricielles qui peuvent se différencier après la chute des folioles sont toujours peu épaisses. Elles s'établissent contre les restes de la couche séparatrice et ne se composent que de quelques assises qui souvent ne font que se lignifier, mais qui peuvent aussi se ligno-subériser *(Juglans nigra, Gymnocladus canadensis*, etc.), leur ligno-subérisation envahissant même souvent les faisceaux. Dans des cas un peu plus complexes mais peu nombreux, il peut en outre se produire, au-dessous de cette couche ligno-subéreuse, soit simplement l'ébauche d'une zone génératrice de liège, soit même un liège, peu épais, il est vrai, mais qui lui aussi traverse ordinairement les faisceaux *(Juglans nigra, Sorbus aucuparia*, etc.).

Il n'est d'ailleurs pas rare de trouver, sur un même arbre et souvent même sur la même feuille, des cicatrices de folioles accompagnées d'une couche cicatricielle plus ou moins complexe et d'autres qui n'en possèdent aucune trace.

Des thylles se développent fréquemment dans les vaisseaux, à la base des folioles et avant leur chute, de la même façon qu'à la base des feuilles ; il y sont toutefois moins abondants *(Aralia spinosa, Kœlreuteria paniculata, Juglans nigra,* etc.). De même aussi il peut s'y déposer de la lignine gommeuse.

Bien que d'ordinaire en relation avec l'époque relative de chute des folioles et des feuilles, l'intensité de cicatrisation, à la base des folioles caduques, se montre cependant dans une certaine mesure en rapport avec la spécification car, chez certaines espèces, les couches cicatricielles sont très rares *(Ailanthus glandulosa, Negundo fraxinifolium, Rhus Coriaria,* etc.), alors que chez d'autres au contraire elles existent fréquemment *(Juglans nigra, Sorbus aucuparia, Gymnocladus canadensis*, etc.).

Quelquefois les laticifères articulés se recloisonnent à la base des folioles et avant leur chute de la même façon qu'à la base des feuilles, mais le fait est plus rare *(Negundo fraxinifolium*, etc.).

De même encore que ceux de la base de la feuille, les canaux sécréteurs de la base des folioles de l'*Aralia spinosa* se bouchent, avant leur chute, par de la lignine gommeuse. De même aussi ceux du *Rhus Coriaria,* sont obstrués par leurs cellules épithéliales développées en thylles.

Désarticulation dans les nœuds de certains pétioles. — Dans quelques espèces dont les folioles sont opposées, le pétiole forme, au niveau de leur insertion, de véritables nœuds dans lesquels le liber scléreux fait défaut ainsi que les fibres ligneuses et libériennes et dans lesquels le parenchyme médullaire, lignifié partout ailleurs, est demeuré cellulosique. En travers de ces nœuds, une couche séparatrice peut se différencier à l'automne et, au-dessus d'elle, les tissus peuvent, en réagissant, former une mince couche lignifiée de même qu'à la base des feuilles et des folioles. Chez l'*Aralia spinosa,* une telle couche séparatrice s'établit, non seulement dans les nœuds du pétiole primaire, mais aussi dans ceux des pétioles secondaires. Chez le *Staphylea pinnata* elle existe dans tous les nœuds du pétiole ; il en est de même chez le *Tecoma radicans*, mais elle n'y traverse complètement que les nœuds terminaux ; chez le *Xanthoxylon fraxineum* elle ne se produit que dans ces derniers ; enfin, chez les *Fraxinus*, elle est incomplète à tous les nœuds.

Fréquemment ces couches séparatrices nodales se montrent capables de désarticuler les pétioles peu de temps avant la défoliation, mais, souvent aussi, la chute de la feuille se produit avant cette désarticulation.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Il résulte de toutes les constatations précédentes que l'opinion de certains de nos devanciers, qui attribuent la cause de la chute des feuilles au développement d'un liège à travers les tissus du coussinet foliaire, est une opinion erronée. Ce liège manque en effet, au moment de la chute, plus souvent qu'il n'existe. De plus il est quelquefois développé très longtemps avant la défoliation sans que la feuille paraisse en souffrir, ce qui se comprend puisqu'il respecte alors les faisceaux et n'empêche pas la circulation de la sève entre la tige et la feuille. Ajoutons qu'un tel liège manque constamment dans la base des folioles et que cependant la plupart d'entre elles n'en tombent pas moins à l'automne.

La défoliation est certainement provoquée par des causes non anatomiques mais physiologiques. L'habitude de la caducité, chez les feuilles de l'époque actuelle, a été probablement prise sous l'influence de conditions périodiquement renouvelées, de même que celle d'accomplir leur cycle vital dans un temps donné ; leur chute est le résultat de leur dépérissement et de leur mort. Sous l'influence des mêmes conditions d'ambiance, la plante a pris en outre l'habitude de pratiquer elle-même, avant l'hiver, l'amputation de cette feuille morte ou mourante, qui bientôt va lui devenir non seulement inutile mais nuisible ; elle s'y prépare par l'établissement d'une couche spécialisée dite couche séparatrice.

Nos recherches étant presque exclusivement d'ordre anatomique, nous ne pouvons discuter que peu sur les causes physiologiques de la chute des feuilles et notre discussion portera surtout sur les faits anatomiques qui l'accompagnent.

Sur la coïncidence de position qui existe entre la couche séparatrice et l'articulation de certaines feuilles.— Nous avons montré que la position future de la couche séparatrice n'est, dans la base de la feuille adulte, que très rarement indiquée par une articulation marquée par un petit sillon circulaire au niveau duquel se trouve une couche de tissus plus ou moins spécialisés, tandis que le fait est beaucoup plus général dans la base des folioles. D'autre part la présence de cette articulation, surtout à la base des folioles, coïncide la plupart du temps avec l'existence constatée de mouvements chez ces organes, de telle sorte qu'elle semble avant tout établie pour les favoriser. Ces constatations nous ont amené à penser que l'établissement de la couche séparatrice dans les articulations, lorsqu'elles existent, ne représente vraisemblablement qu'une particularité secondaire de l'existence de ces dernières, et que si, à l'automne, cet établissement se fait là plutôt qu'ailleurs, c'est uniquement parce que les articulations présentent des régions de moindre résistance.

Sur les agents de la chute des feuilles. — **a.** Nous avons montré que la mise en activité de la couche séparatrice et surtout la formation de la surface de déhiscence étaient accompagnées d'un notable accroissement longitudinal des cellules de la couche et que cet accroissement intervenait d'une façon certaine pour aider à la chute de la feuille. En réalité il faut vraisemblablement comparer cet allongement cellulaire à celui qui se produit fréquemment aux dépens des cellules dans les tissus irrités par une blessure naturelle ou artificielle et qui semble y constituer un véritable moyen de défense. Mais, dans le cas particulier de la couche séparatrice, l'allongement cellulaire intervient en outre, grâce à la pression réciproque que, sous son influence, exercent l'un sur l'autre le coussinet et la base du pétiole, pour provoquer la rupture des éléments morts (tubes criblés, vaisseaux, etc.) qui seuls maintiennent encore les débris de la feuille après la formation de la surface de déhiscence.

Toutefois le poids de la feuille, le vent et la gelée se montrent également des agents énergiques de la défoliation.

b. L'action du poids de la feuille et surtout celle du vent agissant sur sa grande surface sont certainement très énergiques. Il suffit en effet pour s'en rendre compte de comparer entre elles, dans une même

espèce, d'une part, la rapidité avec laquelle se produit, au printemps, la chute des feuilles marcescentes qui, ainsi que nous l'avons montré, est provoquée par un rafraîchissement de cicatrisation et, d'autre part, la lenteur avec laquelle tombent les clapets formés, eux aussi, par un rafraîchissement semblable, aux sommets des coussinets des feuilles caduques.

c. Il semble probable que la gelée exerce, elle aussi, une action puissante sur la chute des feuilles. Mais comment intervient-elle? Il est vraisemblable qu'elle provoque la congélation de l'eau de turgescence dans les cellules et que cette eau, en se gonflant plus ou moins vite sous l'action de cette congélation, brusque l'action lente de la couche séparatrice et brise les dernières résistances pariétales tout en maintenant la feuille ou la foliole dans sa position. Au dégel que provoque le soleil du matin, la glace fond et la feuille, qui n'est plus retenue, tombe sur le sol. Qui n'a vu en effet, à la suite d'une gelée, le matin, ces organes se détacher en grand nombre sous l'action des premiers rayons du soleil, alors même que l'atmosphère est parfaitement calme.

d. En ce qui concerne les clapets dus au rafraîchissement de cicatrisation, il y a lieu d'ajouter que la dessiccation vient s'adjoindre encore aux causes précédentes. Cette dernière en effet, agissant sur le tissu hétérogène des clapets tend à les faire recourber plus ou moins vers le haut et à élargir de la sorte la fente de déhiscence.

Ajoutons enfin, et en nous basant sur l'examen des faits, que l'action due à l'allongement des cellules dans la couche séparatrice ne se ferait sentir que très lentement si elle n'était ainsi presque toujours aidée ou même remplacée par l'intervention des agents extérieurs.

Sur la surface de déhiscence considérée comme surface libre. — Quoiqu'il en soit des causes qui provoquent la chute des feuilles et des folioles et la formation de la couche séparatrice, il nous semble évident que le lieu où s'établit la surface de déhiscence, se montre comme un foyer d'irritation, comme une blessure contre laquelle vont réagir, non-seulement les tissus sous-jacents, mais encore ceux qui sont au-dessus. A notre avis, il se forme là, ce que M. Bertrand (1) appelle une *surface libre*, et c'est elle qui provoque, au-dessus, la formation de la couche lignifiée sus-cicatricielle et au-dessous, dans le

(1) Bertrand (Eug.), *Loi des surfaces libres*, Bull. de la Soc. bot. de France, T. XXXI, 1884, p. 2.

coussinet, les modifications des tissus primaires (couches ligno-subéreuses) ainsi que la formation des tissus secondaires (lièges cicatriciels) dont les plus inférieurs terminent la cicatrisation en bouchant la fenêtre du périderme caulinaire en face des feuilles. C'est elle aussi dont l'action amène le développement de thylles, le dépôt de lignine gommeuse, etc., dans les deux directions.

La présence fréquente de couches de cicatrisation dans la base des feuilles en pleine activité, pourrait sembler en contradiction avec l'opinion que nous venons d'énoncer, à savoir que c'est la blessure qui provoque la différenciation cicatricielle. Mais cette particularité de la production de l'effet avant la cause, est vraisemblablement le résultat d'une adaptation précurrentielle (1). Et, si l'on peut admettre qu'originairement la plante n'a développé ses tissus de défense que postérieurement à la mort de la feuille et sous son influence, il est facile de comprendre comment peu à peu et de générations en générations cette plante prit l'habitude de former à l'avance une région de déhiscence et de préparer la cicatrisation plus antérieurement encore. Cette adaptation se sera accomplie d'autant plus facilement que, d'une part, elle présentait une utilité incontestable pour la plante qui se trouvait déjà, au moment de la chute de la feuille, isolée des agents extérieurs et que, d'autre part, le phénomène sous l'influence duquel elle se produisait était périodique.

Sur la signification de la marcescence des feuilles et sur celle du rafraîchissement de cicatrisation. — Dans le cas des feuilles marcescentes, il semble à première vue que ce soit la feuille morte elle-même qui devienne la cause excitante et provoque la formation des tissus cicatriciels ainsi que celle de la couche séparatrice. Mais, quand on réfléchit que cette particularité de la marcescence se produit surtout dans les feuilles développées tardivement et surprises, en quelque sorte, par l'apparition de l'hiver, que, de plus, elle est due à ce que la couche séparatrice habituelle n'a pas eu le temps de se développer ou, du moins, n'a pu se développer qu'incomplètement, on est amené à penser que cette marcescence ne constitue en réalité, chez les feuilles actuelles, qu'un phénomène nouveau greffé sur celui de la chute habituelle des feuilles.

(1) Comme, par exemple, celle qui a fait que, dans le sac embryonnaire des Gymnospermes, des substances alimentaires s'établissent en vue de la nutrition du jeune individu non encore formé.

Toutefois, la marcescence des feuilles actuelles est particulièrement intéressante à cause des conditions dans lesquelles se forme la nouvelle couche séparatrice au-dessous du niveau habituel de la première. Il semble en effet très probable que la différenciation de cette seconde couche est provoquée par la nécessité pour la plante de se débarrasser d'un organe que n'ont pas pu faire tomber les procédés normaux. Or, ces conditions, auxquelles elle doit son existence, ne sont-elles pas justement celles qui, à l'origine, ont fait prendre à la plante l'habitude de la chute foliaire ? N'est-ce pas également parce que les feuilles, jusque-là persistantes, devenaient le lieu d'accidents dus à des hivers de plus en plus froids que la plante a pris l'habitude de se cicatriser à leur base et de les rejeter ?

Quant au rafraîchissement de cicatrisation, dont sont le siège les coussinets des feuilles caduques de quelques espèces, il rappelle anatomiquement de trop près celui des feuilles marcescentes pour que nous ayons tenté de l'en séparer. Mais faut-il pour cela admettre, en se basant en outre sur ce fait que le rafraîchissement de cicatrisation et la marcescence des feuilles coexistent dans quelques espèces, que le rafraîchissement rappelle une marcescence antérieure ? Nous ne le pensons pas et nous serions plutôt tenté de rapprocher ce phénomène de celui de la formation de rhytidomes successifs.

Sur la relation entre la nature de la réaction cicatricielle et l'époque a laquelle elle se produit. — La nature de la réaction cicatricielle est en rapport avec l'état de vitalité des tissus aux dépens desquels elle se produit. C'est ainsi que le recloisonnement méristématique des tissus primaires du coussinet, qui parfois précède leur transformation en couche ligno-subéreuse, se produit toujours plus ou moins longtemps avant la chute de la feuille et jamais après, c'est-à-dire à une époque où la vie des cellules n'est pas encore ralentie par l'approche de l'hiver. C'est également pour la même raison que le liège secondaire apparaît presque toujours ou bien avant la défoliation, s'il est de première année, ou bien à la reprise de la végétation, s'il est de deuxième. D'autre part, à la base des feuilles marcescentes, la cicatrisation, qui s'y produit toujours plus tardivement que dans les coussinets des feuilles caduques, est ordinairement moins développée que dans ces dernières, et, elle l'est d'autant moins qu'elle a commencé plus

tard, c'est-à-dire à une époque où la végétation s'était ralentie davantage.

Le fait que la cicatrisation s'effectue rarement au-dessous des plaies laissées par les folioles peut être attribué à la même cause puisqu'en effet, à l'époque de la chute de ces folioles, celle des feuilles se prépare déjà et est même souvent très près de s'accomplir, de sorte qu'il en résulte certainement une diminution considérable de la vitalité du pétiole. D'ailleurs, ce qui tend à le prouver encore, c'est que la réaction cicatricielle dans le coussinet foliolaire ne se produit d'une façon évidente et tangible que lorsque la chute des folioles est précoce, c'est-à-dire lorsqu'elle s'effectue assez longtemps avant celle du pétiole, alors que ce dernier possède encore la vitalité nécessaire pour réagir contre l'excitation de la blessure.

La différenciation ligno-subéreuse ne semble pas nécessiter, pour se produire, un état de vitalité cellulaire aussi développé que celui demandé pour la méristématisation et la formation d'une zone génératrice de liège secondaire, car, non seulement elle peut se produire assez tardivement, après la chute de la feuille ou de la foliole, mais encore, elle se montre comme la conséquence d'un dernier effort de réaction fait par un tissu sur le point de mourir. Nous avons en effet montré que, dans la formation des couches ligno-subéreuses, la *lignification* apparaît la première et qu'elle représente *le résultat d'une réaction encore commune à tout le tissu,* tandis que la production de la *pellicule subéreuse* offre tous les caractères d'une *défense individuelle* opérée par chacun des éléments et représentant son dernier acte vital. La lignine ne reste pas localisée dans la membrane spéciale à chacune des cellules, mais elle diffuse dans tous les tissus et y gagne même les parois des cellules mortes telle que celles des tubes criblés plus ou moins écrasés, de certains laticifères et de certaines cellules cristallifères dénuées de protoplasme ; il y a mieux, elle peut exsuder sous forme de lignine gommeuse, soit dans les méats intercellulaires qu'elle obstrue, soit dans les vaisseaux ligneux. La pellicule subéreuse manque au contraire dans tous ces éléments morts, de même d'ailleurs que dans les vaisseaux ligneux, tandis qu'elle se produit dans tous les éléments encore vivants du parenchyme et même dans les cellules cristallifères ou dans des cellules déjà très différenciées comme certains sclérites du *Menispermum canadense* lorsque, possédant

encore du protoplasme, ces éléments sont encore capables de réagir individuellement avant de mourir. Ce n'est que bien rarement que cette réaction subéreuse des cellules est capable de produire une faible diffusion de la subérine en dehors de la pellicule dans les couches pariétales voisines ; cela ne se voit guère qu'à la base des couches ligno-subéreuses, et encore, seulement lorsque ces couches s'établissent de bonne heure, longtemps avant la chute de la feuille.

Sur la valeur cicatricielle des couches ligno-subéreuses. — Nous avons montré que la formation d'une couche ligno-subéreuse ne constitue jamais un moyen de cicatrisation définitive de la plaie ; mais que cette couche est souvent le seul appareil de défense dont se serve la plante pendant l'hiver qui suit la défoliation. On peut donc se demander par quel procédé elle suffit à sa protection pendant ce laps de temps. Il est vraisemblable de penser tout d'abord que la lignification des parois cellulaires, en donnant de la consistance à la couche ligno-subéreuse, empêche les écrasements et le fripement des tissus sous-jacents ; mais il est évident qu'elle sert en outre, dans une mesure considérable, à la protection de ces tissus contre les agents extérieurs en formant une sorte d'écran imperméable. En particulier elle arrête l'envahissement des champignons. On sait en effet que les filaments mycéliens se propagent d'habitude dans les tissus, soit en circulant entre les cellules par les méats ou dans les membranes, soit en traversant ces dernières pour pénétrer dans les cavités cellulaires. Or, au niveau des couches cicatricielles, ces filaments ne peuvent circuler par les méats, car ceux-ci manquent le plus souvent ou sont excessivement réduits et ils sont en outre fréquemment obstrués par de la lignine gommeuse ; dès lors la lignification des parois devient le véritable obstacle à la circulation des filaments mycéliens entre les cellules. Quant à la pénétration des champignons par les ponctuations et à travers les cavités cellulaires elle est empêchée par la subérine, cette matière protectrice par excellence, qui accompagne la lignine dans les couches ligno-subéreuses et qui, quoique en faible quantité, y est disposée sous forme de pellicule autour de chaque cellule de façon à isoler et protéger sa cavité.

D'ailleurs, comme confirmation de ce que nous venons de dire sur la valeur cicatricielle des couches ligno-subéreuses relativement à l'enva-

hissement par les champignons, nous rappelons que le parenchyme sacrifié qui sépare souvent ces couches de la surface de la blessure, est fréquemment envahi par un mycélium abondant, mais que ce mycélium ne pénètre jamais dans le tissu ligno-subéreux sous-jacent.

Les mêmes qualités d'imperméabilité des lames ligno-subéreuses leur permettent vraisemblablement d'agir en outre pour empêcher la déperdition des liquides intérieurs.

Sur la cicatrisation plus profonde des tissus dans les faisceaux. —Nous avons fait remarquer, à propos de la cicatrisation des faisceaux foliaires, que la ligno-subérisation descendait à leur intérieur plus profondément que dans le parenchyme voisin.

Cette pénétration plus profonde de la ligno-subérisation dans les faisceaux provient probablement, d'une part, de ce que leurs éléments, très allongés longitudinalement, permettent à l'excitation due à la blessure de se propager plus loin, et, d'autre part, de ce que cette excitation s'exerce plus longtemps, les tissus fasciculaires étant toujours ceux chez lesquels la ligno-subérisation continue à se produire le plus tardivement.

C'est dans cette extension de la lame ligno-subéreuse à l'intérieur des faisceaux que se trouve l'explication de la courbure parfois très prononcée que le liège cicatriciel fait, en ce point, vers la tige. Sa zone génératrice, en effet, ne peut s'établir que dans des éléments vivants ; elle est, dès lors, forcée de contourner vers le bas la région ligno-subéreuse des faisceaux dont les éléments sont morts.

Sur les conditions dans lesquelles apparaissent les thylles et la lignine gommeuse. — Nous avons expliqué précédemment que l'exsudation de lignine gommeuse, par les cellules des tissus cicatriciels, se montrait comme l'un des résultats de la défense collective de ces tissus par la lignification. Mais il y a lieu de remarquer que cette lignine gommeuse semble se déposer surtout dans des lieux d'excitation particulière : par exemple dans les vaisseaux, dans certains canaux glandulaires, dans les méats intercellulaires, etc. On doit en outre noter que les thylles se produisent dans les mêmes régions des vaisseaux et des canaux glandulaires et qu'ils le font avant l'apparition de la lignine. On est ainsi amené à dire que la lignine gommeuse se dépose dans des

pertuis établis à travers les tissus de cicatrisation, là où la prolifération des cellules de bordures ne parvient pas à les combler, c'est-à-dire à les obstruer complètement.

Il semble évident que la formation des thylles et la production de la lignine de blessure sont dues au ralentissement vital de la feuille et à l'excitation de la couche séparatrice. Mais si l'on se souvient que ces productions peuvent se rencontrer dans les tissus du pétiole et du coussinet jusqu'à une distance de la couche séparatrice notablement plus grande que les autres tissus cicatriciels, on est amené à admettre que les pertuis dans lesquels elles se forment, agissent comme autant de replis de la surface excitante qui pénètreraient à l'intérieur des tissus du pétiole et de ceux du coussinet, ou, en s'exprimant différemment, que la cavité de ces pertuis permet la transmission de l'excitation à une plus grande distance de la couche séparatrice que ne le font les tissus voisins.

Sur la valeur physiologique de la couche lignifiée sus-cicatricielle. — Dans le phénomène de la chute des feuilles, le rôle des modifications que nous venons de signaler (production de thylles, de lignine gommeuse, formation de couches cicatricielles successives) est nettement défini, c'est celui de protection de la plante contre les conséquences de la défoliation.

Il ne peut en être de même pour la lignification qui se produit souvent dans les tissus au-dessus de la couche séparatrice, lignification qui se traduit par l'établissement de la couche lignifiée sus-cicatricielle. Celle-ci, en effet, disparaît à la défoliation puisqu'elle est entraînée par la chute de l'organe dans la base duquel elle s'est développée. Mais, du moins, a-t-elle une utilité quelconque pour la plante ? Quelle est sa signification ?

On peut se demander tout d'abord si sa présence à la base du pétiole et des folioles ne servirait pas à accélérer le dépérissement et par suite la chute de ces organes. Eh bien, nous ne le pensons pas, car, outre qu'elle est généralement peu épaisse, elle respecte ordinairement les faisceaux libéro-ligneux, c'est-à-dire qu'elle ne gêne en rien la circulation de la sève. Cela est d'autant plus certain que, ainsi que nous l'avons montré précédemment, il existe souvent presque immédiatement au-dessous d'elle, dans le coussinet, et longtemps avant

la défoliation, des couches cicatricielles bien plus isolantes qu'elle, sans que la feuille en souffre. Ajoutons encore qu'une semblable couche lignifiée peut s'établir, non seulement au-dessus de la couche séparatrice automnale dans la base des feuilles et des folioles, ainsi que dans les entre-nœuds de certains pétioles composés, mais aussi, au-dessus des couches séparatrices qui produisent les clapets dans le cas de rafraîchissement de cicatrisation, c'est-à-dire dans des conditions où l'hypothèse ci-dessus n'est plus admissible.

Nous pensons plutôt que l'établissement de la couche lignifiée est le résultat d'une réaction en retour. Nous avons en effet montré que, comme préparation à la défense nécessitée par la chute prochaine de la feuille, le coussinet est le siège d'une grande activité vitale dont la couche séparatrice marque la partie supérieure en même temps qu'elle en présente l'intensité maximale ; nous savons en outre qu'immédiatement au-dessus de la couche séparatrice commence un organe dont l'activité vitale est au contraire en train de diminuer. Il existe donc là, dans la région supérieure de la couche séparatrice, une limite entre deux tissus d'activité très différente, c'est-à-dire — nous l'avons déjà indiqué p. 179 — une surface libre telle que l'entend M. Eug. Bertrand (1). De chaque côté de cette surface libre les tissus réagissent en raison de leur vitalité et, nous avons montré précédemment combien était vigoureuse la réaction qui se produit en dessous d'elle dans le coussinet. Au-dessus d'elle, la vitalité des tissus du pétiole étant très diminuée, la réaction est beaucoup moindre. Elle n'est suffisante que pour produire la lignification générale d'une couche de tissus précédée quelquefois de la méristématisation, mais insuffisante pour déterminer la subérisation individuelle de ses cellules et plus encore la formation de tissus secondaires. Si donc on emploie la nomenclature proposée par M. Lignier (2), les couches sus-cicatricielles dans le pétiole sont des couches *épicinisées* au même titre que les couches cicatricielles dans le coussinet et elles n'en diffèrent que par l'intensité de la réaction.

Il est à noter d'ailleurs que si d'ordinaire, dans la base de la feuille, l'épicinisation sus-cicatricielle est beaucoup moins importante que celle formée au-dessous de la cicatrice, ce qui s'explique ici facilement

(1) Bertrand (Eug.), *Loc. cit.*.

(2) Lignier (O.), *Contribution à la nomenclature des tissus secondaires*, Bull. de la Soc. Linn. de Normandie, 4me série, 9me vol., 1895, p. 40.

par la différence excessive de la vitalité des tissus réagissants, elle peut cependant, dans certains cas, lui être supérieure. Il en est ainsi dans la base de certaines folioles et plus encore dans les nœuds pétiolaires probablement parce que la vitalité des régions chlorophylliennes est capable de se conserver plus longtemps que celle des régions pétiolaires.

A l'appui de cette opinion sur la valeur physiologique de la couche lignifiée sus-cicatricielle, ajoutons que la symétrie des réactions épicinisantes de chaque côté de la surface libre (surface de déhiscence) se manifeste encore par les faits suivants : il subsiste à l'extrémité inférieure du pétiole en train de se détacher une couche variable de cellules physiologiquement semblables à celles dont se compose la couche séparatrice du sommet du coussinet ; les vaisseaux et les canaux glandulaires de la base des pétioles et des folioles s'y obstruent par des thylles et parfois même par de la lignine gommeuse de même que ceux du coussinet; ces dernières manifestations réactionnelles se produisent même quelquefois avec plus d'intensité au-dessus qu'au-dessous de la surface de déhiscence.

Ce qui se produit chez le *Cotoneaster melanocarpa* vient encore à l'appui de notre opinion. Rappelons en effet que dans cette espèce, une ou deux couches séparatrices de rafraîchissement plus ou moins complètes peuvent s'établir successivement dans le coussinet, au-dessous de la lame cicatricielle primaire ; or, chacune d'elles, bien qu'elles soient très rapprochées l'une de l'autre, est surmontée par une couche lignifiée.

Enfin à ceux qui objecteraient à notre explication l'inutilité pour la plante de cette épicinisation sus-cicatricielle, inutilité que nous admettons d'ailleurs, nous ferons remarquer que ce n'est pas le seul cas où il se produise un tissu évidemment inutile pour la plante. En effet les couches cicatricielles qui se développent parfois au-dessous des plaies laissées par les folioles ne peuvent servir en rien à la plante mais uniquement au pétiole ; encore leur utilité pour ce dernier est-elle contestable puisque sa chute suit de près celles des folioles.

CONCLUSIONS

L'exposition des observations que nous avons poursuivies sur une centaine d'espèces de dicotylédones à feuilles caduques ou marcescentes, ainsi que la discussion à laquelle nous nous sommes livrés relativement à l'interprétation des faits constatés, nous permettent de formuler maintenant les conclusions suivantes :

La mort prochaine de la feuille provoque dans sa base des modifications anatomiques qui souvent apparaissent antérieurement aux symptômes visibles de cette mort. Ce sont la formation d'une couche séparatrice et la différenciation de tissus de cicatrisation. Ces deux sortes de modifications se produisent l'une et l'autre dans tous les cas.

Détachement de la feuille

Couche séparatrice.—La couche séparatrice est le lieu de formation de la surface de déhiscence de la feuille lors de la défoliation. Elle s'établit non loin de la base de l'organe, au-dessus de son angle axillaire, et se caractérise toujours peu de temps avant la chute de la feuille.

Chez les feuilles qui possèdent à leur base une articulation au niveau de laquelle les tissus sont plus ou moins spécialisés et présentent une moindre résistance, c'est dans cette articulation que se localise la couche séparatrice.

Presque toujours cette dernière comprend plusieurs assises cellulaires, quelquefois cependant elle n'en renferme qu'une seule. Les assises qui la composent sont, soit *d'origine primaire*, *c'est-à-dire dépourvues de recloisonnements préalables*, soit *d'origine méristéma-*

tique. Les cellules mortes ou trop spécialisées, tels que vaisseaux ligneux, tubes criblés, cellules cristallifères, etc., ne prennent pas part à sa formation.

Déhiscence de la feuille. — La déhiscence de la feuille peut se faire suivant deux procédés distincts.

1° Lorsque la couche séparatrice n'est formée que d'une seule assise, il s'y produit un allongement des cellules et un amincissement consécutif des parois, puis, la déhiscence intervient par *rupture de ces parois amincies*.

2° Lorsque la couche séparatrice comprend plusieurs assises, c'est-à-dire dans le cas le plus général, la déhiscence est au contraire *le résultat d'un décollement* qui s'établit entre certaines cellules de cette couche, près de sa face supérieure.

Pour cela, les parois cellulaires se transforment, dans toute la couche, en un mucilage pecto-cellulosique à l'exclusion d'une mince membrane limitant directement les cavités cellulaires. Puis, le mucilage se dissout de telle sorte que le protoplasme des cellules n'y reste plus recouvert que par cette mince membrane ; toutefois cette dernière phase ne se produit que dans la région de déhiscence et, entre deux de ses assises, les cellules intéressées restant attachées, au moins par une de leur face, soit au sommet du coussinet, soit à la base du pétiole.

Les cellules mortes ou trop spécialisées (vaisseaux ligneux, tubes criblés, etc.) sont ensuite brisées sous l'effort de l'allongement en sens contraire des cellules qui bordent la fente de déhiscence, quand elles ne l'ont pas été déjà par l'accroissement longitudinal de la totalité de la couche qui précède souvent le décollement. Cette action mécanique est d'ailleurs aidée et souvent même remplacée par celles du poids de la feuille, du vent et de la gelée.

Cicatrisation

La couche séparatrice se montre dans la base de la feuille comme un foyer d'excitation pour les tissus voisins. Au-dessus d'elle les éléments du pétiole réagissent dans la majorité des cas, à la façon de ceux qui se trouvent au-dessous, dans le coussinet, mais ordinairement avec une intensité notablement moindre. Au-dessous,

l'action excitante de cette couche séparatrice semble agir concurremment avec celle qui est due à la mort prochaine de la feuille et précéder celle qui résulte de la blessure produite par sa déhiscence ; la résultante de ces diverses actions provoque la cicatrisation.

Il faut en outre remarquer que, probablement à la suite d'une adaptation progressive, cette cicatrisation commence, dans beaucoup d'espèces, à se produire plus ou moins tôt avant le développement apparent de ces diverses causes excitantes.

L'importance des couches cicatricielles est généralement en rapport direct avec la largeur de la cicatrice, c'est-à-dire qu'aux cicatrices larges correspondent des tissus cicatriciels épais.

Nature des tissus produits par la réaction sus-cicatricielle. — Les particularités anatomiques qui résultent de la réaction sus-cicatricielle de la base du pétiole sont la formation assez fréquente *d'une couche lignifiée*, la prolifération de thylles dans les vaisseaux et dans les canaux sécréteurs, la formation de cloisons en doigt de gant dans les laticifères rameux, le dépôt de lignine-gommeuse, etc..

Nature des tissus cicatriciels du coussinet. — La cicatrisation du coussinet s'accomplit de différente façon suivant la nature des éléments et des tissus sur lesquels elle porte.

a. — Dans les tissus parenchymateux, il peut se produire, séparément ou concurremment :

Une région de *méristématisation primaire* d'étendue et de position variables, c'est-à-dire une région dans laquelle les cellules subissent un recloisonnement plus ou moins intense et plus ou moins régulier.

Une *couche ligno-subéreuse* dont les cellules peuvent avoir ou non été le siège d'une méristématisation primaire.

Une plage *scléreuse*, c'est-à-dire formée de cellules à parois, fortement épaissies et lignifiées, au milieu de la couche ligno-subéreuse. (Chez le *Maclura aurantiaca* seulement) (1).

Un *périderme cicatriciel*, le plus souvent uniquement représenté par un liège secondaire, mais qui peut aussi renfermer un phelloderme

(1). Rappelons que d'après Brettfeld (*loc. cit.*) de tels tissus scléreux interviennent fréquemment dans la cicatrisation des coussinets foliaires des monocotylédones.

plus ou moins épais. Ce périderme est toujours plus profond que les tissus cicatriciels précédents ; il ne manque jamais et *termine la cicatrisation*.

b. — Dans les vaisseaux ligneux il y a, soit prolifération de *thylles* à leur intérieur, soit dépôt de *lignine gommeuse*, soit les deux à la fois. La lignine s'y montre toujours de formation relativement plus tardive que les thylles.

c. — Dans les tubes criblés, de même que dans certaines cellules sécrétrices mortes ou mourantes (certaines cellules cristallifères, certains laticifères articulés, etc.) ou en général dans les éléments morts, les parois subsistantes *se lignifient* probablement sous l'influence de la sécrétion des éléments voisins.

d. — Dans les mêmes éléments sécréteurs, quand ils sont encore doués d'une certaine activité protoplasmisque, la cicatrisation se produit par *ligno-subérisation* de leurs parois.

e. — Dans les laticifères rameux la cicatrisation s'effectue par formation de *bouchons de latex concrété*, généralement suivie de l'établissement de *cloisons en doigt de gant*.

f. — Dans les poches sécrétrices par *ligno-subérisation* des cellules épithéliales.

g. — Dans les canaux sécréteurs par formation de *thylles* aux dépens des cellules épithéliales ou par dépôt de *lignine gommeuse* dans leur cavité.

Description et appréciation de la valeur des couches cicatricielles. — **a.** — La méristématisation primaire est toujours précédée d'une recrudescence d'activité protoplasmique et elle se montre dans la base de la feuille comme le moyen de défense le plus précoce.

b. — La caractérisation de la couche ligno-subéreuse est marquée par deux transformations successives :

1° La *lignification* générale des parois dans tous les tissus sans que ces parois aient subi aucun épaississement préalable.

2° La formation dans chaque cellule d'une *pellicule subéreuse* qui tapisse toute sa cavité y compris celles des ponctuations et se montre par suite *en stratification discordante* sur les couches pariétales précédentes.

La lignification apparaît comme un procédé de *défense collective* des cellules de la couche et la subérisation comme un procédé de *défense individuelle*. Cette dernière, lorsqu'elle existe, succède plus ou moins rapidement à la première et représente le dernier acte vital de la cellule. Les tissus ligno-subérisés complètement caractérisés sont en effet des tissus morts.

En somme la ligno-subérisation, malgré l'énergie de son action cicatricielle, n'offre qu'une défense transitoire permettant d'attendre l'intervention de la cicatrisation définitive par le liège secondaire.

c. — Le périderme cicatriciel, qui est le tissu de cicatrisation par excellence, s'établit dans le coussinet de façons assez variables suivant l'époque et le lieu de son apparition, comme aussi suivant le mode de cicatrisation superficielle des régions voisines dans la tige.

Si le périderme cicatriciel se forme avant le périderme caulinaire ou bien au-dessus et à quelque distance de lui, il s'établit en travers de tous les tissus du coussinet et ne se raccorde qu'ultérieurement avec lui. Si au contraire le périderme caulinaire existe déjà avant l'apparition du liège cicatriciel et monte suffisamment haut dans le coussinet, ce liège se contente de fermer l'ouverture que le premier présente dans la base de la feuille. Aussi, dans le cas où le périderme caulinaire est profond dans la tige et s'enroule autour des faisceaux libéro-ligneux sortants en les enveloppant comme dans un manchon, le périderme cicatriciel ne s'étend-il qu'à travers ces faisceaux.

La zone génératrice du périderme cicatriciel s'établit dans tous les éléments parenchymateux qu'il rencontre, *y compris les thylles et même les laticifères articulés chez quelques espèces*. Ce périderme est capable de briser par compression latérale et d'obstruer les vaisseaux ligneux ainsi que la plupart des laticifères ; rarement il réussit à traverser de la même façon les tissus scléreux de la partie externe du liber quand il s'en trouve sur son passage.

d. — Les thylles sont particulièrement intéressants comme appareils de cicatrisation. Formés soit dans les vaisseaux ligneux aux dépens des cellules parenchymateuses qui leur sont contiguës, soit dans les canaux sécréteurs aux dépens de leurs cellules épithéliales, ils servent tout d'abord à combler la cavité de ces ouvertures tubulaires. Puis ils interviennent dans la formation de la couche séparatrice, dans celle

des couches lignifiées et des couches ligno-subéreuses et, en se recloisonnant, dans celle du liège cicatriciel secondaire de la même façon que les tissus parenchymateux du reste de l'organe à cicatriser.

e. — La lignine gommeuse est de la lignine qui, *exsudée par les cellules voisines* dans la cavité de certains vaisseaux, de certains canaux sécréteurs et dans celle de quelques méats intercellulaires, s'y dépose en quantité variable sous l'aspect de masses gommeuses quelquefois plus ou moins granulées. C'est une substance d'obstruction de ces cavités.

f. — Il subsiste souvent, au-dessus des tissus de défense bien caractérisés, entre eux et la surface excitante de la blessure, une zone de tissu à peine modifié qui s'aplatit à la surface de la blessure, et est souvent envahie par les champignons. Nous avons dénommé cette zone *parenchyme sacrifié*.

Epoques de la cicatrisation. — La grande variété que l'on observe dans la manière d'être de la cicatrisation résulte surtout de l'époque à laquelle sont mis en action les moyens de cicatrisation que nous venons de décrire.

Pendant la première année la cicatrisation peut ne se produire qu'après la défoliation ; dans ce cas elle ne comprend presque toujours que la couche ligno-subéreuse.

Si au contraire elle se produit avant la défoliation, elle peut alors, soit ne comprendre que la couche ligno-subéreuse ou que le liège, et, dans ce cas, elle ne présente ordinairement plus de variations jusqu'à l'année suivante ; soit posséder déjà les deux couches à la fois.

Le tissu parenchymateux des faisceaux libéro-ligneux est dans tous les cas à peu près entièrement respecté par la cicatrisation tant que la feuille n'est pas tombée, quel que soit d'ailleurs l'état des lames cicatricielles dans les tissus voisins. Il n'est envahi à son tour qu'après la chute, c'est-à-dire après la cessation de ses fonctions conductrices. Seuls les vaisseaux ligneux pouvaient avoir été antérieurement bouchés soit par des thylles, soit par de la lignine gommeuse, soit par les deux à la fois.

Que la cicatrisation soit commencée avant la chute, ou ne débute qu'après, elle n'est jamais achevée la première année : c'est seulement

pendant la deuxième qu'elle se complète par la formation ou l'achèvement du liège secondaire.

Particularités. — **a.** — Lorsque le pétiole possède à sa base un renflement qui recouvre les bourgeons axillaires, la couche séparatrice s'établit quelquefois de façon à laisser attachée au coussinet une portion de ce renflement, et celle-ci continue à protéger les bourgeons après la chute de la feuille. C'est cette portion que nous avons nommée *lamelle pérulaire*.

b. — Il se produit dans certaines espèces ce que nous avons appelé un *rafraîchissement de cicatrisation*, c'est-à-dire que les premiers tissus cicatriciels sont enlevés, pendant la seconde année, par une nouvelle couche séparatrice établie au-dessous d'eux et que la cicatrisation définitive se forme au-dessous de la nouvelle blessure.

c. — La *marcescence* des feuilles résulte de ce que, par suite de leur développement tardif, la couche séparatrice automnale n'a pas eu le temps de s'y développer complètement avant l'hiver ou même ne s'y produit pas du tout. Dans le coussinet de ces feuilles s'établit d'ailleurs une couche cicatricielle primaire comme dans celui des feuilles caduques, et, au printemps suivant, c'est un rafraîchissement de cicatrisation qui provoque la défoliation.

Chute des diverses parties des feuilles composées. — **a.** — La chute des *folioles* et celle des *pétioles secondaires* (feuilles bipennées) se font par les mêmes procédés que celle de la feuille elle-même. Mais elles ne provoquent l'une et l'autre la cicatrisation des coussinets sous-jacents que lorsqu'elles sont précoces relativement à celle de la feuille. La cicatrisation ainsi produite est d'ailleurs toujours peu énergique ; elle est le plus souvent accomplie par une mince lame ligno-subéreuse qui peut cependant, dans quelques cas, être accompagnée d'un liège peu développé. Il est à remarquer en outre, qu'à la base de ces folioles et de ces pétioles secondaires, la réaction lignifiante sus-cicatricielle est plus fréquente que la réaction cicatricielle du coussinet immédiatement sous-jacent.

b. — Lorsque les pétioles des feuilles composées possèdent des renflements nodaux, ceux-ci peuvent être le lieu de formation de couches séparatrices transversales qui sont analogues à celles de la

base de la feuille et des folioles et qui, parfois, provoquent leur désarticulation.

La défoliation et la cicatrisation, bien qu'elles puissent quelquefois donner quelques renseignements pour la détermination spécifique ou parfois même générique, ne se montrent pas en général comme capables de fournir des renseignements importants à la systématique. Ce sont des phénomènes purement physiologiques dont les phases peuvent se ressembler dans des espèces appartenant à des familles différentes et, à l'inverse, différer dans des espèces ou des genres voisins.

VU ET APPROUVÉ :

Caen, le 12 mai 1900

Le Doyen de la Faculté des Sciences

A. DE SAINT-GERMAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Caen, le 12 mai 1900

Le Recteur de l'Académie de Caen,

E. ZEVORT.

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures

cs couche séparatrice.
rs couche lignifiée sus-cicatricielle.
ss couche ligno-subéreuse.
lic liège secondaire cicatriciel.
zn zone génératrice du liège cicatriciel.
pd périderme de la tige.
bo bois.
lm liber mou.
ls liber scléreux.
ep épiderme.
th thylles.
scl portion lignifiée des parois
sub pellicule subéreuse.
ce parenchyme sacrifié.
tcr tube criblé.
lig lignine gommeuse.
ci cicatrice foliaire.
cif cicatricule fasciculaire.
P pétiole.
B bourgeon.
C coussinet foliaire.

PLANCHE I

Fig. 1. — *Aristolochia Sipho*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la défoliation. Gross. 9.

H limite inférieure de la couche ligno-subéreuse qui se différencie après la chute.

Fig. 2. — Portion d'une coupe longitudinale de la base de la feuille dans la région de la couche séparatrice : début de l'accroissement longitudinal des parois de l'assise qui formera cette couche. Gross. 200.

m paroi commençant à s'amincir.

Fig. 3. — Même coupe que la précédente à un état plus avancé de l'assise séparatrice, peu de temps avant la rupture de ses parois. Gross. 200.

Fig. 4. — Cicatrice foliaire. Gross. $\frac{2}{3}$.

Fig. 5. — Coupe longitudinale d'une portion de la couche ligno-subéreuse de cicatrisation dans le coussinet foliaire. Gross. 320.

po ponctuation dans laquelle pénètre la pellicule subéreuse — *cu* cuticule — *cc* couches cuticulaires — *cr* cellules cristallifères (le cristal est dissous).

Fig. 6. — Portion de la coupe transversale d'un faisceau foliaire au niveau de la couche ligno-subéreuse du coussinet. Gross. 140.

l liber — *bs* bois secondaire — *bp* bois primaire — *tcr* tube criblé lignifié — *th* thylle ligno-subérisé — *z* zone cambiale ligno-subérisée.

Fig. 7. — Coupe longitudinale dans le coussinet foliaire montrant le mode de propagation du liège cicatriciel à travers le bois des faisceaux. Gross. 140.

thp thylle sur le point d'entrer dans la composition du liège.

Fig. 8. — Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet à la fin de la seconde année. Gross. 9.

Fig. 9. — *Amorpha fruticosa*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 10. — Portion d'une coupe longitudinale de la base de la feuille dans la région de la couche séparatrice au moment où les parois cellulaires deviennent mucilagineuses. Gross. 160.

mu parois mucilagineuses.

Fig. 11. — La même couche séparatrice à un état plus avancé, au début de la dissolution partielle des parois. Gross. 140.

ci portion des parois qui ne se dissout pas et continue à envelopper le protoplasme.

Fig. 12. — La même couche séparatrice dans une phase plus avancée encore. La déhiscence est effectuée et les cellules bordantes commencent à s'accroître longitudinalement. Gross. 140.

mu, ci comme dans les figures précédentes.

Fig. 13. — Cicatrice foliaire. Gross. 4.

Fig. 14. — Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet foliaire à la fin de la première année. Gross. 9.

Fig. 15. — Portion de la coupe transversale d'un faisceau foliaire au niveau de la couche ligno-subéreuse du coussinet. Gross. 140.

l liber — *bo* bois — *tcr* tubes criblés écrasés et lignifiés — *la* groupes de laticifères lignifiés — *z* zone cambiale ligno-subérisée.

Fig. 16. — Sections longitudinales de vaisseaux montrant les différents modes de dépôt de la lignine gommeuse à leur intérieur. Gross. 250.

lga lignine gommeuse amorphe — *lgg* lignine gommeuse granuleuse.

Fig. 17. — Une cellule cristallifère du coussinet foliaire avant la différenciation de la couche ligno-subéreuse (cristal dissous). Gross. 360.

ev enveloppe du cristal — *es* épaississement lignifié de la paroi cellulaire.

Fig. 18. — Une cellule cristallifère prise dans la même région que la précédente, mais après la formation de la couche ligno-subéreuse (cristal dissous). Gross. 360.

ev, es comme dans la figure précédente — *scl* portion tardivement lignifiée de la paroi cellulaire — *sub* pellicule subéreuse — *lig* lignine gommeuse déposée dans la cavité cellulaire.

Fig. 19. — Schéma d'une coupe longitudinale d'un coussinet foliaire à la fin de la seconde année. Gross. 9.

H base de la lame cicatricielle de première année — *s* couches lignifiées.

Fig. 20. — *Kœlreuteria paniculata*. Cicatrice foliaire. Gross. 2.

PLANCHE II

Fig. 21. — *Kœlreuteria paniculata*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 22. — Portion d'une coupe longitudinale du pétiole dans la région de la couche séparatrice avant la déhiscence. Gross. 80.

Fig. 23. — La même couche séparatrice au moment où la déhiscence s'effectue à son intérieur. Gross. 120.

Fig. 24. — Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet foliaire à la fin de la première année. Gross. 9.

Fig. 25. — Portion de la coupe longitudinale d'un faisceau foliaire au niveau de la couche ligno-subéreuse de cicatrisation. Gross. 280.

lgg lignine gommeuse granuleuse — *lga* lignine gommeuse amorphe — *th* thylles ligno-subérisés.

Fig. 26. — Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet foliaire à la fin de la seconde année. Gross. 9.

Fig. 27. — *Paulownia imperialis*. Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille.

rm région méristématique du coussinet foliaire.

Fig. 28. — Cellules du parenchyme cortical externe du coussinet au niveau de la couche ligno-subéreuse ; méats intercellulaires plus ou moins bouchés par de la lignine gommeuse *lig*. Gross. 150.

Fig. 29. — *Diospyros virginiana*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 30. — Portion d'une coupe longitudinale de la feuille adulte au niveau de son articulation. Gross. 120.

art tissu de l'articulation.

Fig. 31. — Même région que dans la figure précédente au moment de la déhiscence de la feuille : la couche séparatrice est formée par la couche spécialisée de l'articulation de la feuille. Gross. 120.

Fig. 32. — Cicatrice foliaire. Gross. 2,5.

Fig. 33. — *Morus nigra*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

la laticifère — *cl* cloisons en doigt de gant.

Fig. 34. — Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 60.

la, *cl* comme dans la figure précédente.

Fig. 35. — Cicatrice foliaire. Gross. 4.

Fig. 36. — Schéma d'une coupe longitudinale d'un coussinet foliaire à la fin de la seconde année. Gross. 4.

ph phelloderme.

Fig. 37. — Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole : occlusion des laticifères. Gross. 120.

la laticifère — *cl* cloisons en doigt de gant.

Fig. 38. — Début de la cicatrisation d'un laticifère. Gross. 250.

bl masse de latex modifié — *la* latex ordinaire.

Fig. 39. — Cicatrisation plus avancée d'un laticifère. Gross. 250.

cl cloison en doigt de gant développée contre la masse du latex modifié *bl*.

Fig. 40. — Quelques formes particulières des cloisons en doigt de gant des laticifères. Gross. 120.

PLANCHE III

Fig. 41. — *Æsculus Hippocastanum*. — Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 42. — Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 40.

Fig. 43. — Passage du liège cicatriciel à travers un vaisseau ligneux d'un faisceau foliaire. Gross. 200.

thp thylle entrant dans la composition du liège.

Fig. 44. — *Forsythia suspensa*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 45. — Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 65.

Fig. 46. — Cicatrice foliaire. Gross. 2.5.

Fig. 47. — Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet foliaire à la fin de la seconde année. Gross. 9.

Fig. 48. — *Alnus glutinosa*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

H limite inférieure de la transformation ligno-subéreuse des éléments parenchymateux des faisceaux après la chute.

Fig. 49. — Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 150.

Fig. 50. — Une cellule cristallifère à l'intérieur de la couche ligno-subéreuse de cicatrisation (cristal dissous). Gross. 300.

ev enveloppe du cristal.

Fig. 51. — *Spiræa opulifolia*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

pa parenchyme cortical — *mp* manchon péridermique entourant les faisceaux foliaires dans le coussinet.

Fig. 52. — Schéma d'une coupe transversale de la base de la feuille avant la défoliation. Gross. 9.

pa, *mp* comme dans la figure précédente.

Fig. 53. — Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole dans la région de la couche séparatrice. Gross. 100.

rm région méristématique du coussinet.

Fig. 54. — Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet foliaire à la fin de la seconde année. Gross. 9.

pa parenchyme cortical — *mp* manchon péridermique des faisceaux foliaires.

Fig. 55. — *Hamamelis virginiana*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

H limite inférieure de la lame ligno-subéreuse qui s'établira après la chute.

Fig. 56. — Section longitudinale de vaisseaux ligneux de la base du pétiole avant la défoliation, montrant le passage d'un thylle (*th*) d'un vaisseau dans l'autre. Gross. 300.

Fig. 57. — Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet foliaire au printemps de la seconde année et au moment où s'effectue le rafraîchissement de cicatrisation. Gross. 9.

F fente de déhiscence produite à l'intérieur de la couche séparatrice de rafraîchissement de cicatrisation.

Fig. 58. — Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole d'une *feuille marcescente* au printemps de la seconde année, quelques jours avant sa chute. Gross. 9.

cs ébauche de la couche séparatrice automnale — cs_2 couche séparatrice de rafraîchissement de cicatrisation provoquant en même temps la chute de la feuille marcescente.

Fig. 59. — *Hippophaë rhamnoïdes*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 60. — *Celtis occidentalis*. (Idem).

crs tissu scléreux cristallifère.

Fig. 61. — Portion d'une coupe longitudinale du liège cicatriciel. Gross. 350.

ph phelloderme scléreux et cristallifère — *ev* enveloppe des cristaux (ces derniers sont dissous).

PLANCHE IV

Fig. 62. — *Paliurus aculeatus*. Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole au niveau de la couche séparatrice et d'une cellule sécrétrice *E*. Gross. 140.

Fig. 63. — *Xanthoxylon fraxineum*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 12.

Fig. 64. — *Rhus Cotinus*. (Idem). Gross. 16.

ca canal sécréteur — *th* portion de ce canal bouchée par des thylles.

Fig. 65. — Coupe transversale d'un canal sécréteur à la base du pétiole un peu au-dessus de la couche séparatrice. Gross. 140.

th cellules épithéliales développées en thylles.

Fig. 66. — Coupe longitudinale d'un canal sécréteur au voisinage de la base de la lame ligno-subéreuse. Gross. 140.

ths thylles ligno-subérisés au niveau de la lame de cicatrisation primaire.

Fig. 67. — *Rhus Coriaria*. Cicatrice foliaire. Gross. 2.

Fig. 68. — Coupe longitudinale d'un canal sécréteur dans la région où le liège cicatriciel le traverse par recloisonnement des thylles. Gross. 140.

Fig. 69. — *Negundo fraxinifolium*. Coupe longitudinale d'une file de cellules laticifères dans la région où le liège cicatriciel la traverse. Gross. 160.

su cadre subéreux des cellules du liège — *eps* épaississement lignifié de ces mêmes cellules.

Fig. 70. — Cicatrice foliaire. Gross. 2.

emp empreinte de la portion du pétiole qui recouvrait le bourgeon avant la chute.

Fig. 71. — *Sophora japonica*. Cicatrice foliaire. Gross. 2.

br bourrelet cortical sur lequel s'appuyait la portion du pétiole qui recouvrait le bourgeon avant la chute.

Fig. 72. — *Menispermum canadense*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

lp prolongement de la lame ligno-subéreuse qui formera la lamelle pérulaire après la chute.

Fig. 73. — Schéma d'une coupe du coussinet foliaire à la fin de la première année. Gross. 9.

lp lamelle pérulaire protégeant les bourgeons inférieurs après la chute.

Fig. 74. — Cicatrice foliaire. Gross. 9.

Le bourgeon supérieur seul *B* est à l'air libre, les autres sont cachés sous la cicatrice.

Fig. 75. — Groupe de sclérites à l'intérieur de la lame ligno-subéreuse, deux d'entre eux présentent une pellicule subéreuse interne (*sub*). Gross. 140.

Fig. 76. — *Platanus occidentalis*. Cicatrice foliaire entourant presque complètement le bourgeon axillaire. Gross. 2,5.

Fig. 77. — *Fraxinus Ornus*. Portion d'une coupe longitudinale du phelloderme (*ph*) formé par la zone génératrice du liège cicatriciel. Gross. 140.

su cadre subéreux des cellules du liège — *cel* épaississement cellulosique des mêmes cellules.

Fig. 78. — *Acer campestre*. Traversée d'une file de laticifères (*la*) par le liège cicatriciel. Gross. 100.

Fig. 79. — *Aralia spinosa*. Coupe transversale d'un canal sécréteur au niveau de la région inférieure de la couche ligno-subéreuse. Gross. 100.

Fig. 80. — *Catalpa bignonioïdes*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 81. — Cicatrice foliaire. Gross. 1.

em éminence conique formée par les faisceaux foliaires externes.

Fig. 82. — *Robinia Pseudo-Acacia*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

lp lamelle pérulaire.

Fig. 83. — *Robinia hispida*. Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet foliaire à la fin de la seconde année. Gross. 9.

lic_1 liège cicatriciel de première année — lic_2 liège cicatriciel de seconde année.

Fig. 84. — *Gleditschia triacanthos*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 85. — Coussinet foliaire dont la partie supérieure cache les bourgeons axillaires les plus inférieurs. Gross. 3.

PLANCHE V

Fig. 86. — *Gleditschia triacanthos*. Schéma d'une coupe longitudinale d'un coussinet foliaire à la fin de la seconde année. Gross. 9.

lic_1 liège cicatriciel de première année — lic_2 liège cicatriciel de seconde année — *s* tissu lignifié.

Fig. 87. — *Maclura aurantiaca*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

s portion scléreuse des couches cicatricielles.

Fig. 88. — Portion d'une coupe longitudinale de la région externe du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 100.

s portion scléreuse de la couche cicatricielle — *a* cellule isolée ligno-subérisée au milieu de cette portion — *la* laticifère rameux — *cl* cloison en doigt de gant.

Fig. 89. — *Ptelea trifoliata*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

cp couche spécialisée comme la couche séparatrice placée dans le prolongement de cette dernière, mais à l'intérieur de laquelle ne se produit pas la déhiscence.

Fig. 90. — *Gymnocladus canadensis*. Schéma d'une coupe longitudinale d'un coussinet foliaire à la fin de la seconde année. Gross. 3.

lic_1 liège cicatriciel de première année — lic_2 liège cicatriciel de seconde année.

Fig. 91. — *Potentilla fruticosa*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

mp manchon péridermique des faisceaux dans le coussinet foliaire — *pa* parenchyme cortical — g, g_1 limites de dépôt de la lignine gommeuse après la chute.

Fig. 92. — *Calophaca volgarica*. (Idem).

Fig. 93. — Schéma d'une coupe transversale du coussinet foliaire à sa partie supérieure faite avant la chute de la feuille.

mp manchon péridermique commun aux trois faisceaux rentrants accolés — *fst* faisceaux stipulaires — *pa* parenchyme cortical — *sc* tissu scléreux.

Fig. 94. — *Caragana altagana*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

pa parenchyme cortical — *mp* manchon péridermique des faisceaux — *s* tissu lignifié cicatriciel.

Fig. 95. — *Philadelphus coronarius*. (Idem).

lr lamelle pérulaire — *mp* manchon péridermique des faisceaux.

Fig. 96. — Cicatrice foliaire. Gross. 2,5.

bc élévation conique de la surface de la cicatrice indiquant la présence du bourgeon axillaire caché au-dessous de cette dernière.

Fig. 97. — *Chletra alnifolia*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base du pétiole quelques jours avant la chute de la feuille. Gross. 9.

Fig. 98. — *Azalea sinensis*. (Idem).

Fig. 99. — Portion d'une coupe longitudinale de la base du pétiole de la feuille adulte au niveau de son articulation. Gross. 200.

art couche spécialisée de l'articulation du pétiole aux dépens de laquelle se forme à l'automne la couche séparatrice.

Fig. 100. — *Sorbus aucuparia*. Schéma d'une coupe longitudinale dans un coussinet foliaire du sommet d'une pousse, vers le printemps de la seconde année, alors que s'est établie la couche séparatrice de *rafraîchissement de cicatrisation*. Gross. 9.

cs_2 couche séparatrice de rafraîchissement — *rsc* région lignifiée au-dessus de cette couche.

Fig. 101. — Même schéma que le précédent mais pour un coussinet foliaire de la base d'une pousse.

Fig. 102.— *Cotoneaster melanocarpa*. Schéma d'une coupe longitudinale pratiquée dans un coussinet foliaire de la partie supérieure d'une pousse, vers la fin de la seconde année, et dans lequel le *rafraichissement de cicatrisation* n'est pas encore effectué. Gross. 9.

cs_2, *rsc* comme dans les deux figures précédentes — ss_2 nouvelle lame ligno-subéreuse — lic_1 liège cicatriciel de première année — lic_2 liège cicatriciel de seconde année.

Fig. 103.— *Carpinus Betulus*. Portion d'une coupe longitudinale d'un coussinet foliaire étudié vers le milieu de la seconde année et dans lequel le *rafraîchissement de cicatrisation* n'est pas encore effectué. Gross. 120.

a premières assises à parois délicates formées par la zone génératrice du liège cicatriciel ; leur rupture amènera progressivement le rafraîchissement de cicatrisation.

Fig. 104.— *Sorbus aucuparia*. Portion d'une coupe longitudinale du coussinet d'une foliole tombée de très bonne heure. Gross. 120.

te restes de la couche séparatrice.

Fig. 105.— *Juglans nigra*. Schéma d'une coupe longitudinale du coussinet d'une foliole tombée de bonne heure. Gross. 9.

Fig. 106.— *Calophaca volgarica*. Schéma d'une coupe longitudinale de la base d'une foliole quelques jours avant sa chute. Gross. 16.

s couches lignifiées cicatricielles.

Fig. 107.— *Staphylea pinnata*. Schéma d'une coupe longitudinale d'un nœud du pétiole à l'époque de la défoliation automnale. Gross. 9.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION 5
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 7
HISTORIQUE 10

PREMIÈRE PARTIE. — De la chute des feuilles et de la cicatrisation de la plaie

CHAPITRE I. — Etude anatomique de la chute des feuilles et de la cicatrisation dans quelques types choisis

1er Type.— Aristolochia Sipho. . 20
2me Type.— Amorpha fruticosa. . 34
3me Type.— Kœlreuteria paniculata 45
4me Type.— Paulownia imperialis. 49
5me Type.— Diospyros virginiana . 53
6me Type.— Morus nigra 56
7me Type.— Æsculus Hippocastanum. 65
8me Type.— Forsythia suspensa . 70
9me Type.— Alnus glutinosa . . 73
10me Type.— Spiræa opulifolia . . 76
11me Type.— Hamamelis virginiana 78

Résumé des types choisis 82

CHAPITRE II. — Espèces se rapportant au type *Amorpha fruticosa*

Benzoin odoriferum. 85
Hippophaë rhamnoïdes 86
Cratægus monogyna 87
Castanea vulgaris 87
Coronilla Emerus 88
Planera Richardi. 88
Pyrus communis. 89
Mespilus germanica 89
Evonymus europæus 90

CHAPITRE III.— Espèces se rapportant au type *Kœlreuteria paniculata*

Celtis occidentalis 90
Paliurus aculeatus 92

CHAPITRE IV. — Espèces se rapportant au type *Paulownia imperialis*

Tilia europæa. 94
Corylus Avellana 95
Broussonetia papyrifera 96
Periploca græca 96
Ficus Carica 97
Evonymus latifolius 97

Pages

CHAPITRE V. — Espèces se rapportant au type *Diospyros virginiana*

Syringa Josikœa et persica . . . 98
Xanthoxylon fraxineum 99
Ampelopsis hederacea. 100
Rhus Cotinus 100
Rhus Coriaria. 102
Negundo fraxinifolium. 104

CHAPITRE VI. — Espèces se rapportant au type *Morus nigra*

Morus alba. 106
Sophora japonica 106
Menispermum canadense . . . 108
Chimonanthus fragrans 111
Platanus occidentalis 111
Fraxinus Ornus et juglandifolia . 112
Asimina trilobata 112
Magnolia acuminata 112
Catalpa bignonioïdes 113
Juglans nigra 114
Celastrus scandens 115
Aralia spinosa 115

CHAPITRE VII. — Espèces se rapportant au type *Æsculus Hippocastanum*

Æsculus rubicunda et parviflora . 116
Salix caprea 116
Populus alba 116
Salix repens 117
Sambucus nigra et racemosa . . . 117
Viburnum opulus 117
Viburnum Lentago 118

CHAPITRE VIII. — Espèces se rapportant au type *Forsythia suspensa*

Acer campestre 119
Myrica Gale 120
Rhamnus catharticus 120
Robinia Pseudo-Acacia 121
Robinia hispida 122
Gleditschia triacanthos 122

CHAPITRE IX. — Espèces se rapportant au type *Alnus glutinosa*

Betula pubescens 124
Ptelea trifoliata 125
Ailanthus glandulosa 126
Tecoma radicans. 126
Rhodotypos kerrioïdes 127
Cladrastris tinctoria 127
Gymnocladus canadensis . . . 128
Maclura aurantiaca 129

CHAPITRE X. — Espèces se rapportant au type *Spiræa opulifolia*

Potentilla fruticosa 131
Caragana altagana 133
Calophaca volgarica 133
Symphoricarpos racemosus . . . 134
Philadelphus coronarius 134
Chletra alnifolia 135
Azalea sinensis 136
Ribes nigrum 136

Pages

CHAPITRE XI. — Espèces se rapportant au type *Hamamelis virginiana*

Parrotia persica 137
Sorbus Aria, aucuparia et hybrida 138
Quercus hispanica et pedunculata. 139
Cornus mas et sanguinea. . . . 140
Cotoneaster melanocarpa. . . . 140
Carpinus Betulus 141
Fagus sylvatica 142
Staphylea trifoliata et pinnata. . 142

Résumé de la première partie 144

SECONDE PARTIE. — De la chute des folioles et de la cicatrisation de la plaie

Sorbus aucuparia 162
Juglans nigra 163
Gymnocladus canadensis. . . . 164
Staphylea pinnata 166
Caragana altagana 167
Calaphaca volgarica 167
Xanthoxylon fraxineum 167
Aralia spinosa 168
Robinia Pseudo-Acacia et hispida 169
Amorpha fruticosa 170
Æsculus Hippocastanum . . . 170
Cladrastris tinctoria 170
Staphylea trifoliata 170
Sophora japonica. 170
Kœlreuteria paniculata 171
Ptelea trifoliata 171
Gleditschia triacanthos 171
Tecoma radicans. 172
Fraxinus Ornus et juglandifolia . 172
Ailanthus glandulosa 173
Negundo fraxinifolium 173
Rhus Coriaria. 173

Résumé de la seconde partie 174

DISCUSSION GÉNÉRALE 177
CONCLUSIONS 188
EXPLICATION DES PLANCHES. 196

Caen. — Imprimerie E. LANIER, 1 et 3, rue Guillaume. — B. 978

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Organisation des Éponges.

GÉOLOGIE. — Le Système oolithique en Normandie (Séries moyenne et supérieure).

VU ET APPROUVÉ :

Caen, le 12 mai 1900.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

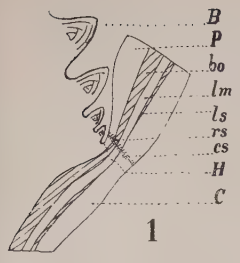
A. DE SAINT-GERMAIN.

PERMIS D'IMPRIMER :

Caen le 12 mai 1900.

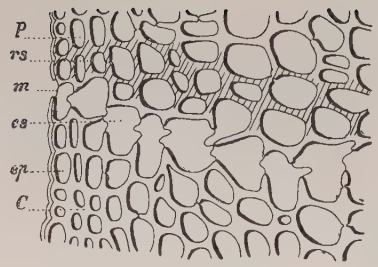
Le Recteur de l'Académie de Caen,

E. ZEVORT.

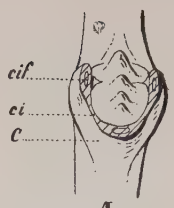


1

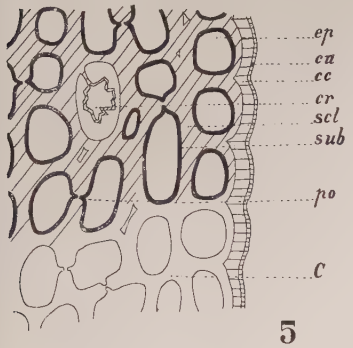
2



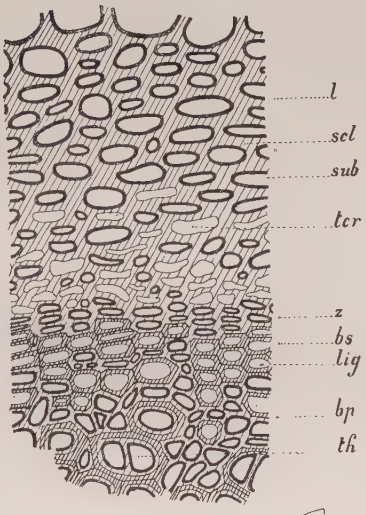
3



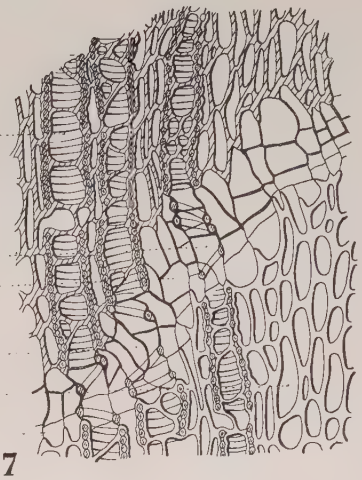
4



5

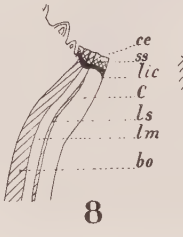


6

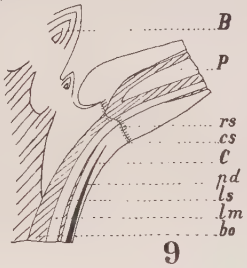


7

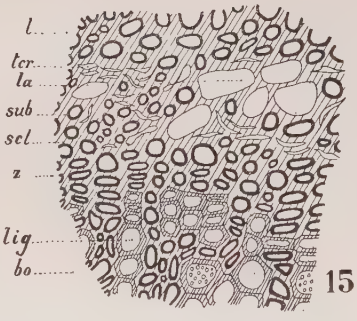
10



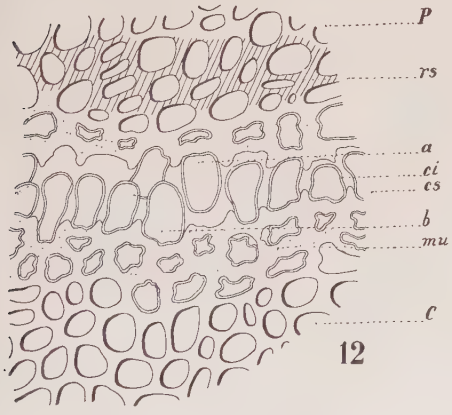
8



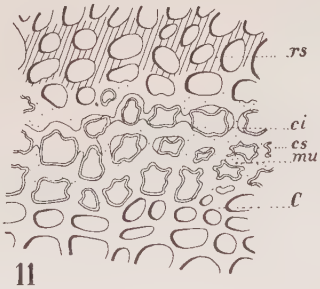
9



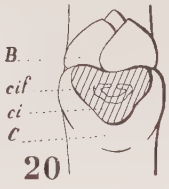
15



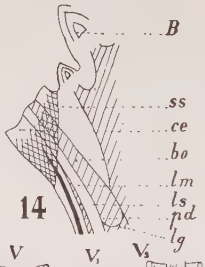
12



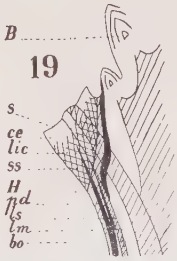
11



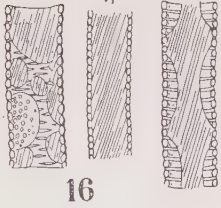
20



14

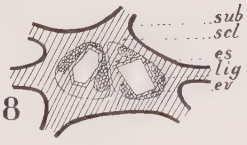


19

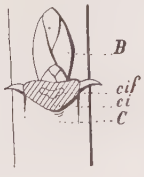


16

17

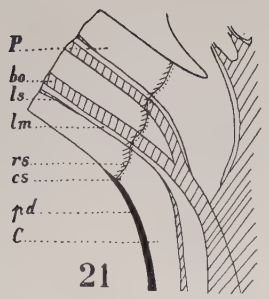


18

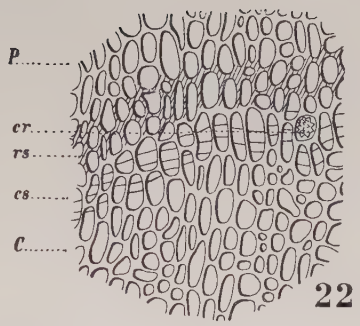


13

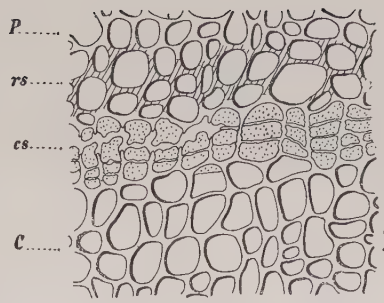
A. Tison del.



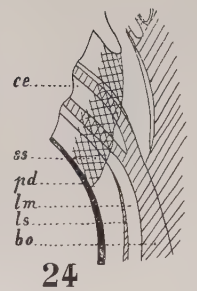
21



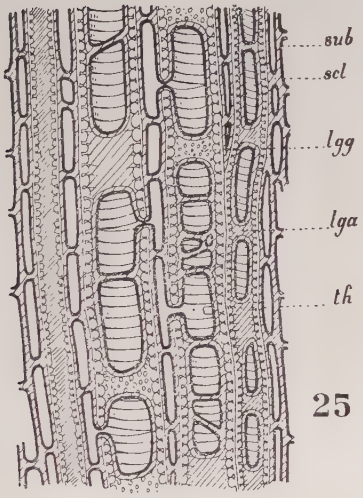
22



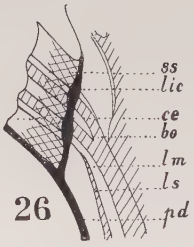
23



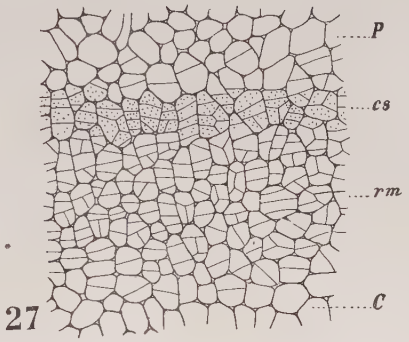
24



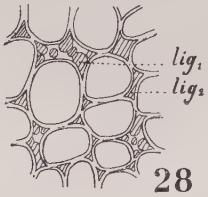
25



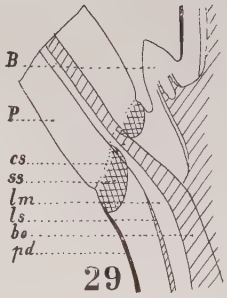
26



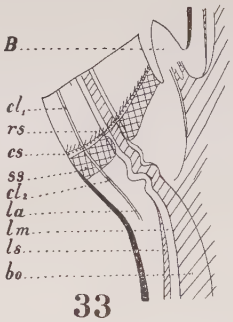
27



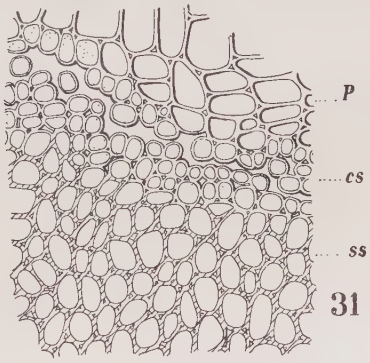
28



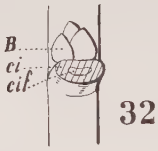
29



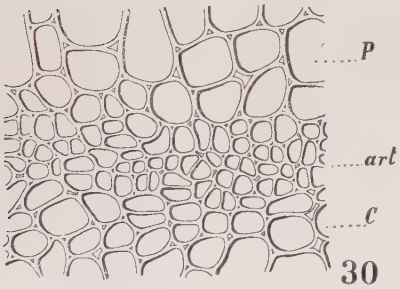
33



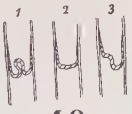
31



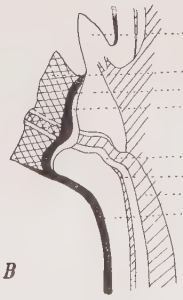
32



30

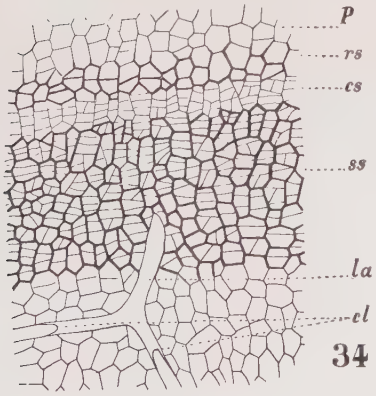


40

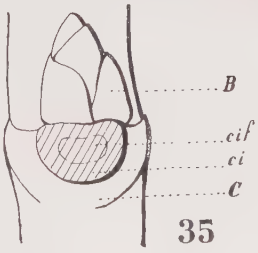


36

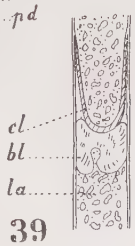
38



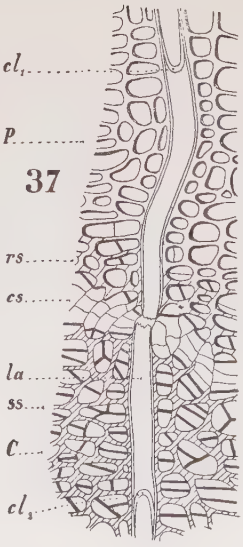
34



35

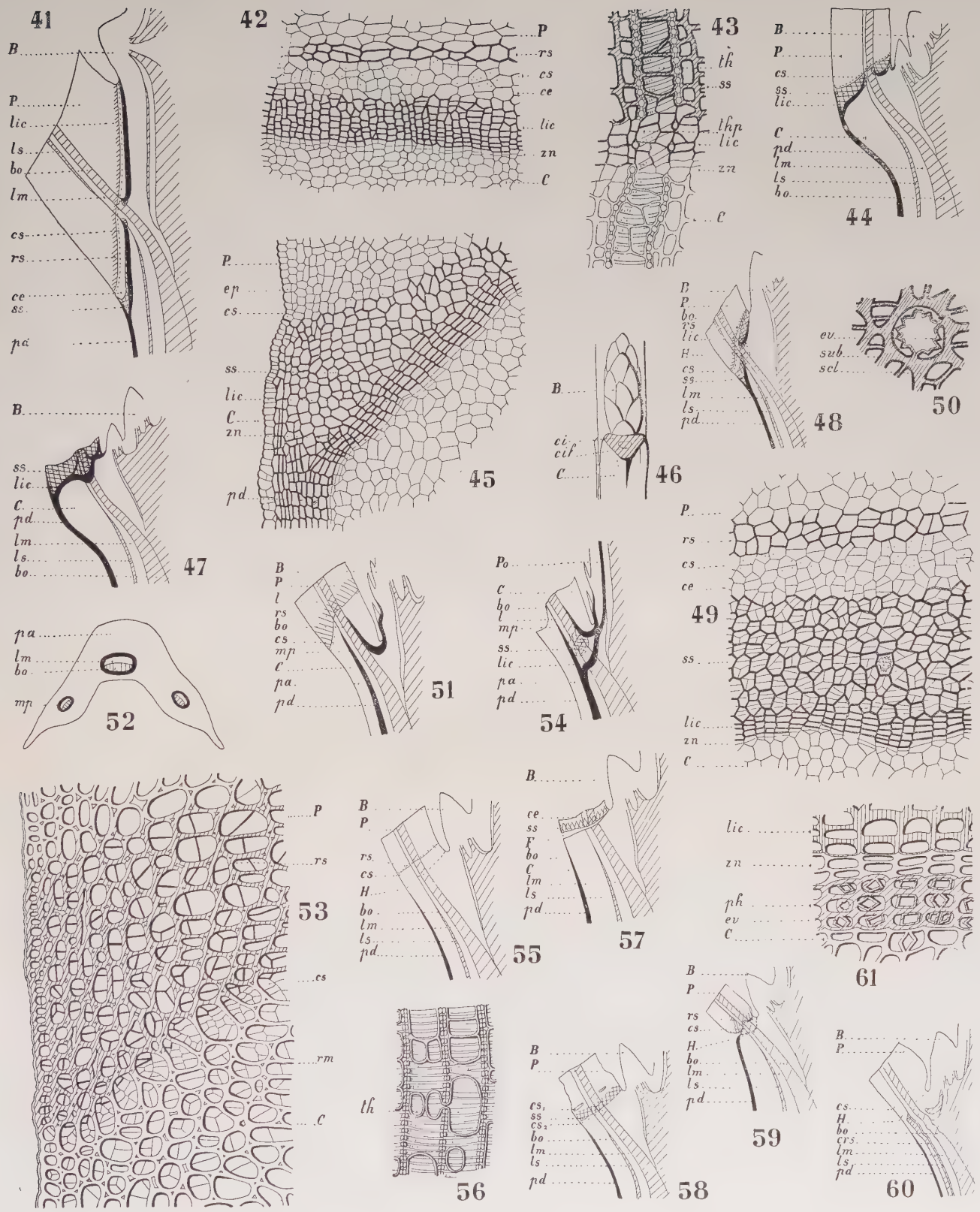


39

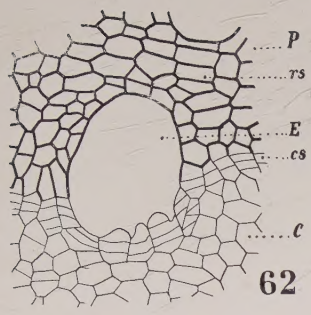


37

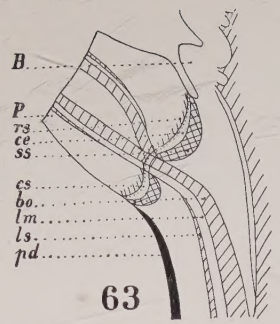
A. Tison del.


41
B
P
lic
ls
bo
lm
cs
rs
ce
ss
pd
42
P
rs
cs
ce
lic
zn
C
43
th
ss
thp
lic
zn
C
44
B
P
cs
ss
lic
C
pd
lm
ls
bo
45
P
ep
cs
ss
lic
C
zn
pd
46
B
ci
cif
C
47
B
ss
lic
C
pd
lm
ls
bo
48
B
P
bo
rs
lic
H
cs
ss
lm
ls
pd
49
P
rs
cs
ce
ss
lic
zn
C
50
ev
sub
scl
51
B
P
l
rs
bo
cs
mp
C
pa
pd
52
pa
lm
bo
mp
53
P
rs
cs
rm
C
54
Po
C
bo
l
mp
ss
lic
pa
pd
55
B
P
rs
cs
H
bo
lm
ls
pd
56
th
57
B
ce
ss
F
bo
C
lm
ls
pd
58
B
P
cs1
ss
cs2
bo
lm
ls
pd
59
B
P
rs
cs
H
bo
lm
ls
pd
60
B
P
cs
H
bo
crs
lm
ls
pd
61
lic
zn
ph
ev
C

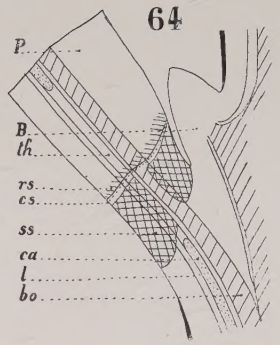
A. Tison del.



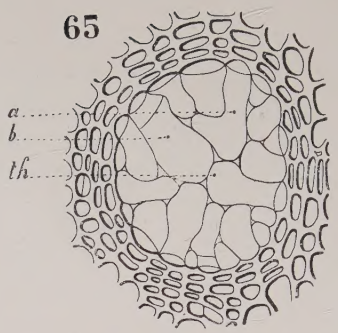
62



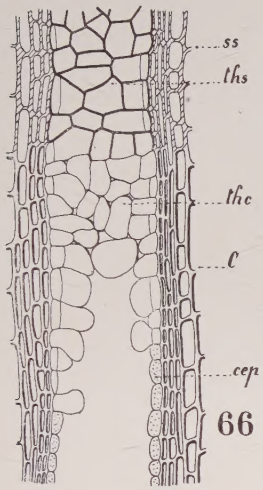
63



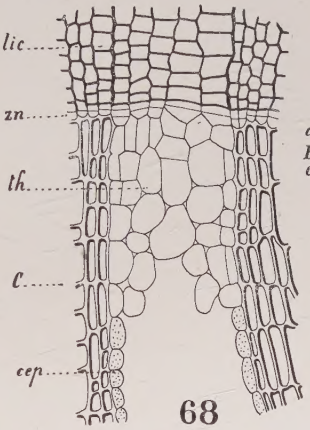
64



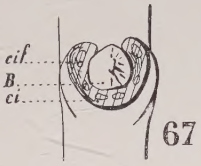
65



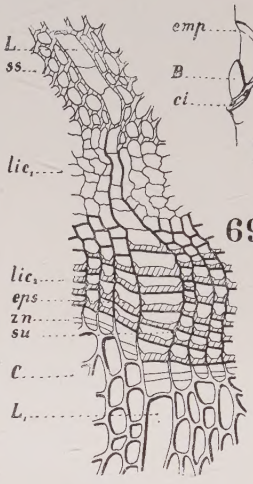
66



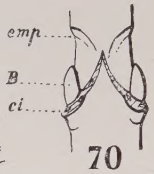
68



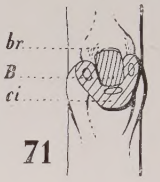
67



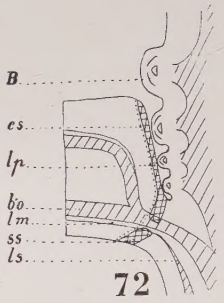
69



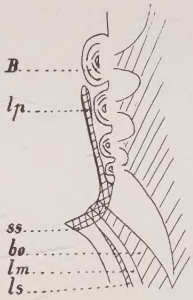
70



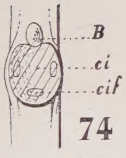
71



72

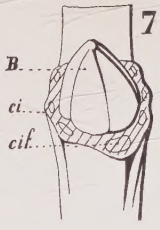


73

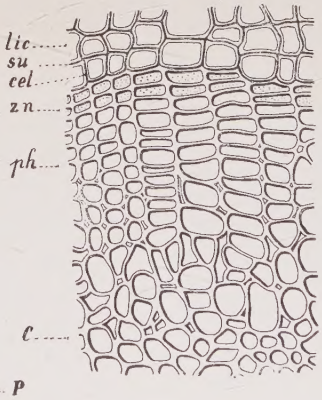


74

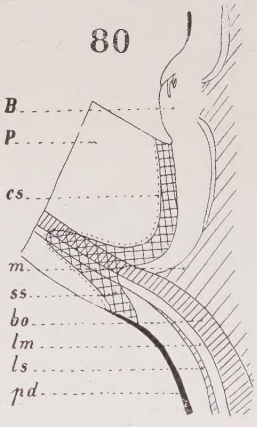
75



76

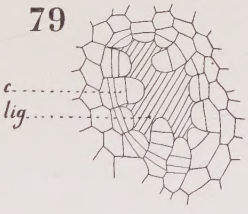


77

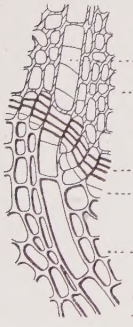


80

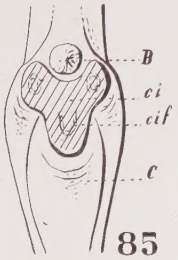
81



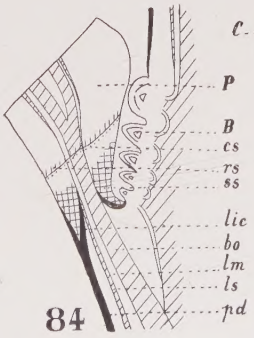
79



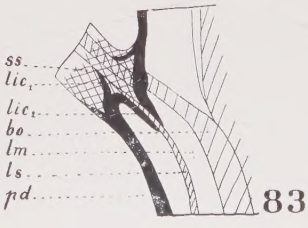
78



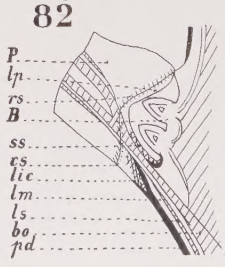
85



84

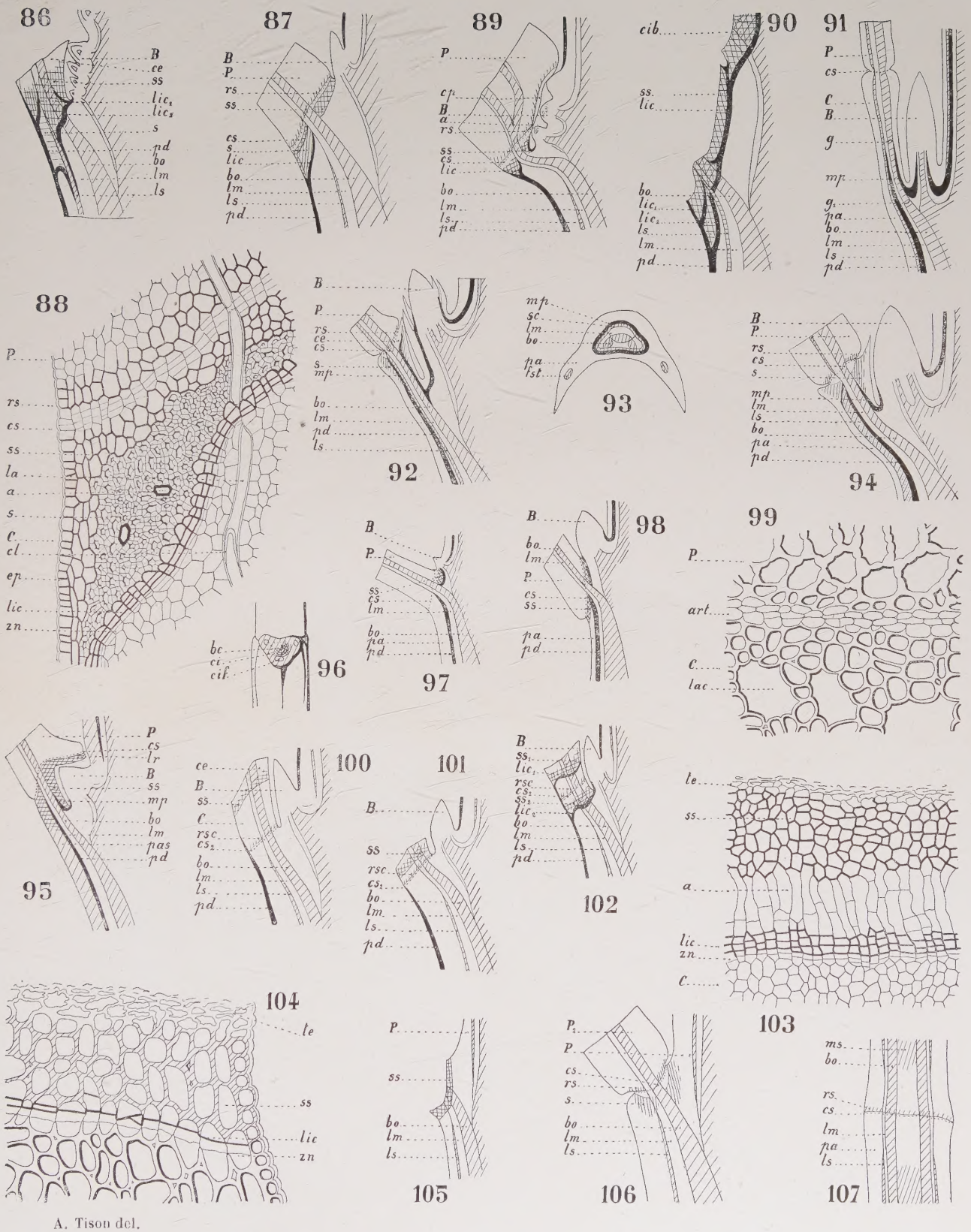


83



82

A. Tison del.


86
B
ce
ss
lic1
lic2
s
pd
bo
lm
ls
87
B
P
rs
ss
cs
s
lic
bo
lm
ls
pd
89
P
cp
B
a
rs
ss
cs
lic
bo
lm
ls
pd
90
cib
ss
lic
bo
lic1
lic2
ls
lm
pd
91
P
cs
C
B
g
mp
g1
pa
bo
lm
ls
pd
88
p
rs
cs
ss
la
a
s
C
cl
ep
lic
zn
B
P
rs
ce
cs
s
mp
bo
lm
pd
ls
92
mp
sc
lm
bo
pa
fst
93
B
P
rs
cs
s
mp
lm
ls
bo
pa
pd
94
B
P
ss
cs
lm
bo
pa
pd
97
B
bo
lm
p
cs
ss
pa
pd
98
bc
ci
cif
96
P
art
C
lac
99
P
cs
lr
B
ss
mp
bo
lm
pas
pd
95
ce
B
ss
C
rsc
cs2
bo
lm
ls
pd
100
B
ss
rsc
cs1
bo
lm
ls
pd
101
B
ss1
lic1
rsc
cs1
ss2
lic2
bo
lm
ls
pd
102
te
ss
a
lic
zn
C
103
104
te
ss
lic
zn
P
ss
bo
lm
ls
105
P2
P
cs
rs
s
bo
lm
ls
106
ms
bo
rs
cs
lm
pa
ls
107

A. Tison del.